

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES**

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
CLAUDIA COSSETTE

**UTILISATION ESTIVALE D'UN RUISSEAU ET ÉCHANGES AVEC LES
MACROHABITATS LENTIQUE ADJACENTS PAR LES POISSONS ET
L'ÉCREVISSE DES APPALACHES**

MAI 2004

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Les poissons des ruisseaux se déplacent souvent entre les habitats lotiques et lenticques et exploitent différents environnements à différents stades de vie, vraisemblablement pour augmenter leur croissance ou réduire leur mortalité. Nous avons utilisé des trappes bi-directionnelles de type verveux pour examiner les effets de facteurs environnementaux (température, niveau d'eau, photopériode, luminosité de la lune) et des classes d'âges sur les mouvements estivaux des individus entre un court segment de ruisseau (415 m) et deux macrohabitats lenticques adjacents au ruisseau: un étang formé par l'activité des castors (en amont) et un lac (en aval). Les mouvements journaliers ont été examinés sur une période de 85 jours, du début juin à la fin août, pour deux espèces de poisson, soit l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et la barbotte brune (*Ameiurus nebulosus*), et chez l'écrevisse des Appalaches (*Cambarus bartonii bartonii*). Chez l'omble de fontaine, les individus d'âge 0+ effectuaient une immigration nette vers le tronçon de ruisseau à l'étude, tandis que les individus d'âge 1+ effectuaient une émigration nette vers les macrohabitats lenticques. Le niveau d'eau, la température et leur interaction influençaient les déplacements entre macrohabitats et la réponse migratoire était spécifique à l'âge. Chez la barbotte brune, le tronçon de ruisseau était utilisé principalement comme corridor de dispersion entre les environnements lenticques adjacents au ruisseau. Comme pour l'omble de fontaine, le niveau d'eau et la température avaient un effet positif sur les mouvements de la barbotte brune entre les différents macrohabitats et la réponse était plus forte chez les jeunes individus. Les déplacements étaient principalement influencés par le niveau d'eau, surtout chez les barbottes brunes d'âge 1+. Les écrevisses des Appalaches, principalement celles d'âge 1+, ont émigré du tronçon de ruisseau vers les environnements lenticques. Les mouvements étaient positivement reliés à l'augmentation de la température et du niveau d'eau et cette réponse était plus prononcée chez les écrevisses d'âge 1+ que chez celles d'âge $\geq 2+$. Les résultats indiquent que le tronçon de ruisseau a joué des rôles différents pour l'omble de fontaine (aire d'élevage), la barbotte brune (corridor de dispersion) et l'écrevisse des Appalaches (refuge). Ils suggèrent également que la variation du niveau d'eau et de la température, résultant des changements climatiques ou des activités

anthropogéniques locales, peuvent modifier la connectivité entre des macrohabitats, particulièrement pour les jeunes individus. Les résultats soulignent trois aspects de la dynamique des mouvements : les différences interspécifiques, les variations ontogéniques et la connectivité via l'effet de corridor, qui peuvent avoir des implications majeures pour l'évaluation des habitats aux échelles locale et du paysage.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier en premier lieu Steve Gayouette et Julie Harnois pour leur support technique pendant l'échantillonnage de l'été 2001. Je remercie Michel Plante, biologiste au Parc national de la Mauricie, sans qui ce projet n'aurait pu avoir lieu, pour avoir répondu à mes nombreuses questions concernant la vie aquatique dans le Parc national de la Mauricie ainsi que pour son aide sur le terrain. Je remercie Marco A. Rodríguez pour la direction de ce mémoire et pour les nombreuses heures qu'il m'a consacrées en explications dans le but d'approfondir mes connaissances scientifiques et d'améliorer mes qualités de chercheure. Je remercie également Pierre Magnan et Jean-Jacques Frenette pour la révision de la version finale de ce mémoire. Finalement, je remercie Véronique Bérard, Hélène Berthelot et Katrine Turgeon pour leur soutien moral pendant ma rédaction. J'ai reçu une bourse d'étude du Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche. Cette étude a été financée par des subventions de recherche octroyées à M. A. Rodríguez par le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire comprend deux chapitres, dont le premier est une synthèse en français du projet de maîtrise. Le second chapitre est un article sous presse dans le périodique *Freshwater Biology*, et qui présente les résultats essentiels de mon projet de maîtrise.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	i
REMERCIEMENTS.....	iii
AVANT-PROPOS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
CHAPITRE 1 : SYNTHÈSE	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE	2
OBJECTIFS	5
MÉTHODES.....	6
RÉSULTATS.....	11
<i>Omble de fontaine</i>	13
<i>Barbotte brune</i>	14
<i>Écrevisse des Appalaches</i>	17
DISCUSSION	18
<i>Échange entre macrohabitats chez l'omble de fontaine</i>	18
<i>Échanges entre macrohabitats chez la barbotte brune</i>	21
<i>Échange entre macrohabitats chez l'écrevisse des Appalaches</i>	22
CONCLUSIONS.....	24
RÉFÉRENCES	26
CHAPITRE 2 : SUMMER USE OF A SMALL STREAM BY FISH AND CRAYFISH AND EXCHANGES WITH ADJACENT LENTIC MACROHABITATS.....	32
SUMMARY	34
INTRODUCTION	35
METHODS	36

RESULTS	39
<i>Brook charr</i>	39
<i>Brown bullhead</i>	40
<i>Appalachian crayfish</i>	41
DISCUSSION	43
<i>Brook charr</i>	43
<i>Brown bullhead</i>	45
<i>Appalachian crayfish</i>	46
<i>Conclusions</i>	47
ACKNOWLEDGEMENTS	48
REFERENCES	48
FIGURE CAPTIONS.....	56

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1. Schéma du site d'étude dans le Parc national de la Mauricie, Québec. Les individus capturés étaient relevés à chaque jour dans quatre trappes : « entrée-amont » (Ui), « sortie-amont » (Uo), « sortie-aval » (Do) et « entrée-aval » (Di)..... 9
- Figure 1.2. Immigration (valeurs positives) et émigration (valeurs négatives) journalières spécifiques au tronçon, en relation avec le niveau d'eau (—), la température (---) et les phases lunaires (pleine lune : ○; quartier : ☾; nouvelle lune : ●), par espèce et classe d'âge. a : omble de fontaine; b : barbotte brune; c : écrevisse des Appalaches..... 12
- Figure 1.3. Émigration spécifique au tronçon chez les ombles de fontaine d'âge 0+ (—) et 1+ (----) en réponse à la longueur de la photopériode (heures). Valeurs estimées par le modèle GLS..... 16
- Figure 1.4. Déplacements nets au cours de l'été chez l'omble de fontaine, la barbotte brune et l'écrevisse des Appalaches, par classe d'âge..... 25
- Figure 2.1. Schema of the study site in the Mauricie National Park, Quebec. Captured individuals were tallied daily in four traps: “upstream-in” (Ui), “upstream-out” (Uo), “downstream-out” (Do), and “downstream-in” (Di)..... 58
- Figure 2.1. Cumulative movements of brook charr (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—), after exclusion of individuals that died in the traps (---). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance..... 59
- Figure 2.2. Contour plots illustrating interactive effects of water level, maximum water temperature, and age, on brook charr movements. a: reach-specific immigration, IMMI; b: upstream site balance, UBal. Contour lines were estimated by time-series

regression; units are numbers·d⁻¹. Dots represent daily observations of water level and maximum water temperature..... 60

Figure 2.3. Cumulative movement of brown bullhead (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—), after exclusion of individuals that died in the traps (---). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance..... 61

Figure 2.4. Contour plots illustrating interactive effects of water level, maximum water temperature, and age, on brown bullhead movements. a: reach-specific emigration, EMI; b: downstream site balance, DBal. Contour lines were estimated by time-series regression; units are numbers·d⁻¹. Dots represent daily observations of water level and maximum water temperature..... 62

Figure 2.5. Model estimates of movement responses of age classes 1+ (—) and ≥ 2+ (---) brown bullhead to water level (a: reach-specific immigration, IMMI; b: upstream site balance, UBal), photoperiod length (c: reach-specific emigration, EMI), and lunar luminosity (d: reach-specific emigration)..... 63

Figure 2.6. Cumulative movement of Appalachian crayfish (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance..... 64

Figure 2.7. Model estimates of movement responses of age classes 1+ (—) and ≥2+ (---) Appalachian crayfish to water temperature (a: reach-specific immigration, IMMI; b: downstream site balance, DBal), water level (c: reach-specific immigration), and photoperiod length (d: reach-specific immigration) 65

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1. Nombre total des captures pour chaque espèce dans les trappes bi-directionnelles, par classe d'âge.....	11
Tableau 1.2. Coefficients des modèles de régression multiple pour les variables dépendantes immigration (IMMI), émigration (EMI), bilan des trappes en amont (UBal) et bilan des trappes en aval (DBal), par espèce. L'autocorrélation temporelle de premier ordre, AR(1), et les coefficients de régression, R^2 , sont également donnés pour chaque modèle. Les caractères gras indiquent que les coefficients sont statistiquement significatifs selon la valeur de p ajustée par la correction de Bonferroni.	15
Table 2.1 Number of captures in two-way traps, by species and age class	54
Table 2.2 Coefficients of time-series regression models relating the dependent variables immigration (IMMI), emigration (EMI), downstream site balance (DBal), and upstream site balance (UBal), to age and the environmental variables, by species. The first-order temporal autocorrelation, AR(1), and coefficient of determination, R^2 , are also given for each model. Bold characters indicate that coefficients were statistically significant at the Bonferroni-adjusted P -value	55

CHAPITRE 1 : SYNTHÈSE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude du mouvement des organismes est un volet de la biologie qui fait appel aux disciplines de l'écologie, de la génétique, du comportement et de l'évolution (Lidicker et Stenseth 1992). De plus en plus, les écologistes s'intéressent aux analyses quantitatives sur les déplacements des animaux et à l'évaluation des conséquences biologiques du mouvement (Turchin 1998, Okubo et Levin 2002). Par exemple, l'acquisition des connaissances sur les mouvements a contribué à une meilleure compréhension de la dynamique des populations (Holmes *et al.* 1994), de la colonisation d'habitats isolés et nouvellement disponibles (Fahrig et Merriam 1994) ainsi que du comportement de dispersion des organismes (Lurz *et al.* 1997). Par ailleurs, le mouvement a été utilisé récemment comme indicateur de la qualité des habitats (Winker *et al.* 1995; Bélanger et Rodríguez 2002). Les organismes vivant en cours d'eau, tels les poissons, constituent un excellent système d'étude pour l'analyse du mouvement, car ceux-ci se retrouvent dans un environnement où il est facile de suivre leurs déplacements longitudinaux (Skalski et Gilliam 2000; Rodríguez 2002). Enfin, les poissons peuvent être échantillonnés, marqués et suivis efficacement en cours d'eau grâce aux améliorations récentes des techniques de marquage-recapture, qui permettent d'identifier les individus, même de petites tailles, sur plusieurs périodes de recapture sans les blesser (Juanes *et al.* 2000; Lucas et Baras 2000).

En cours d'eau, les populations de poissons peuvent être composées d'individus migrants et d'individus résidents, c'est-à-dire ceux qui quittent leur habitat d'origine et ceux qui y restent (Erkinaro et Gibson 1997a). Les déplacements de longue portée (migrations, changements de macrohabitat) chez les poissons n'impliquent habituellement qu'une partie de la population, ce qui cause des différences dans la valeur adaptative (angl. « fitness ») entre les migrants et les résidents, dépendant des variations dans la densité de poissons, la qualité du macrohabitat retenu et les coûts associés à la migration (Hutchings 1986, Näslund *et al.* 1993).

Les cours d'eau abritent également diverses communautés d'invertébrés aquatiques tels les insectes et les crustacés. Les écrevisses peuvent représenter un constituant majeur de la production des invertébrés benthiques dans les habitats lenticques et lotiques, ainsi qu'une importante ressource alimentaire pour plusieurs espèces de poisson (Crocker et Barr 1968; Dorn et Mittlebach 1999). Ce sont principalement les jeunes de l'année qui constituent des proies pour les poissons tels l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et la barbotte brune (*Ameiurus nebulosus*; Crocker et Barr 1968). Les déplacements des écrevisses entre macrohabitats peuvent donc modifier les densités de proies disponibles pour les poissons, ainsi que modifier la structure démographique des populations d'écrevisses dans les milieux donneurs et receveurs. La portée des déplacements est méconnue chez l'écrevisse des Appalaches (*Cambarus bartonii bartonii*: Harvey *et al.* 1993). En lac, la moyenne des distances parcourues par 976 individus, 24 heures après avoir été marqués et relâchés, était de 62 m (Harvey *et al.* 1993). Après 72 heures, cette moyenne avait passé à 101 m, laissant supposer que *C. bartonii* est assez mobile en lac.

Chez plusieurs vertébrés et invertébrés aquatiques, les cycles vitaux sont complexes et l'utilisation des macrohabitats se fait de façon différentielle durant le développement ontogénique (Wilbur 1980; Gherardi *et al.* 1998). Les déplacements des poissons au sein d'un même macrohabitat, par exemple un cours d'eau (Hutchings 1986; Erkinaro *et al.* 1998), ou entre macrohabitats, par exemple entre un lac et ses tributaires (Erkinaro 1995; Niemalä *et al.* 2001), peuvent varier en fonction de l'âge (Frenette et Dodson 1984). Chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*), un déplacement a été observé à l'âge 1+ ou 2+ vers les lacs ou les tributaires à partir de la rivière natale (Hutchings 1986; Erkinaro et Gibson 1997a; Erkinaro *et al.* 1998). Chez la truite brune (*Salmo trutta*), les individus d'âge 0+ utilisent les tributaires comme aire de croissance avant de rejoindre les habitats lenticques à l'âge 1+ ou 2+ (Bembo *et al.* 1993). Donc, des facteurs intrinsèques tels l'âge ou la croissance des individus peuvent avoir un effet sur les déplacements entre différents macrohabitats. Par exemple, chez une population d'écrevisse résidente d'un cours d'eau, les plus gros individus (matures) se déplaçaient

moins que les plus petits (juvéniles), et ce, indépendamment du sexe (*Orconectes virilis* : Keller et Moore 1999).

Les déplacements de longue portée des poissons sont également influencés par divers facteurs saisonniers. Chez le saumon Atlantique, la plupart des déplacements entre macrohabitats se faisaient en mai-juin et juin-juillet et étaient dirigés vers l'amont, soit d'un environnement lotique à un environnement lentique (Erkinaro et Gibson 1997a). Avant la période d'étiage, les ombles de fontaine peuvent se déplacer fréquemment dans les cours d'eau ou vers d'autres macrohabitats (Gowan et Fausch 1996). Les poissons quitteraient ainsi des habitats qui peuvent encore les abriter, avant que ceux-ci ne deviennent à sec pendant la période d'étiage. En lac, l'omble de fontaine serait plus actif à l'intérieur du lac et vers l'amont des tributaires (courts et longs déplacements) vers la fin du printemps et au début de l'été (Erkinaro et Gibson 1997b). Chez les populations de cyprinidés, les mouvements vers l'amont, au sein de la rivière, diminuent au cours de l'été et l'intensité de ces mouvements est positivement corrélée à la photopériode (Lucas 2000). Les cyprinidés tendent à migrer vers l'aval à l'approche de l'automne, en général avec une hausse des niveaux d'eau, à la recherche d'habitats appropriés pour passer l'hiver (Lucas 2000). Chez les populations d'écrevisses résidentes en lac, il y a un déplacement des individus vers les zones plus profondes à l'approche de l'hiver (*O. virilis* : Momot et Gowing 1972).

Une revue des études faites sur les effets de la température et du débit sur les migrations de reproduction des poissons salmonidés en cours d'eau montre qu'il n'y a pas de consensus sur l'importance de ces effets (Trépanier *et al.* 1996). Plusieurs études ont trouvé que la température n'influçait pas les migrations en cours d'eau (Banks 1969; Hellawell *et al.* 1974; Trépanier *et al.* 1996). D'autres études indiquent que les migrations des géniteurs vers l'amont se font surtout lorsque le débit diminue (Stewart 1969; Laughton 1991; Trépanier *et al.* 1996). Enfin, une augmentation dans la température de l'eau et le débit influenceraient positivement la montaison des adultes dans les cours d'eau (Jensen *et al.* 1986).

Chez la barbotte noire (*Ameiurus melas*), le niveau d'eau serait très important dans les déplacements entre macrohabitats, par exemple entre un étang et un cours d'eau (Schlosser 1995). Chez l'écrevisse, la température serait corrélée positivement à l'activité (déplacements, recherche de nourriture) à l'intérieur d'un même macrohabitat (*C. bartonii* et *O. virilis* : Somers et Green 1993; *Procambarus clarkii* : Gherardi *et al.* 2000). Enfin, puisque *C. bartonii* est plus actif la nuit (Harm et Berrill 1985), ses déplacements devraient être ralentis à la pleine lune à cause de la plus forte intensité lumineuse.

Les mouvements entre macrohabitats peuvent fortement modifier la structure, la densité totale et la persistance d'une population dans les macrohabitats donneurs et receveurs (Erkinaro & Gibson, 1997; Schlosser, 1995; Niemelä *et al.*, 2001). Les migrations saisonnières et épisodiques entre macrohabitats, probablement influencées par les variations environnementales et spécifiques à l'âge, peuvent donc avoir des répercussions majeures sur la structure démographique et la structure de la communauté à l'échelle locale et l'échelle du paysage. Comprendre les mécanismes de ce type de mouvement peut être utile pour protéger des populations qui dépendent de plusieurs macrohabitats, ou pour contrôler la dispersion des espèces indésirables à travers différents macrohabitats. Par exemple, dans le cas d'une population lacustre, si la croissance des juvéniles et la reproduction dans les tributaires adjacents contribuent au maintien de la population, le déclin de cette population dans le lac pourrait résulter de la dégradation des habitats dans les tributaires. Dès lors, ce problème ne pourrait pas être résolu ni même détecté si tous les efforts étaient concentrés uniquement sur les habitats du lac.

OBJECTIFS

L'objectif général de ce projet était d'étudier l'utilisation estivale d'un ruisseau ainsi que les échanges avec les macrohabitats lentiques adjacents chez deux espèces de poisson (omble de fontaine et barbotte brune) et une espèce d'écrevisse (écrevisse des Appalaches). Afin de répondre à l'objectif général, trois objectifs spécifiques ont été

définis : (1) quantifier les déplacements estivaux parmi trois macrohabitats différents : un lac, un court tronçon de ruisseau et un étang formé par l'activité des castors; (2) évaluer comment les facteurs abiotiques environnementaux (niveau d'eau, température, longueur de la photopériode, phase lunaire) influencent la réponse de déplacement des poissons et écrevisses; (3) évaluer si la réponse de déplacement est spécifique à l'âge et à l'espèce.

Deux problèmes analytiques peuvent potentiellement biaiser l'interprétation des facteurs responsables des déplacements entre différents macrohabitats. Premièrement, à cause du fait que le nombre de migrants et le niveau d'eau sont tous deux sujets à des changements rapides à l'intérieur d'une journée ou de quelques jours, les observations collectées sur une trop grande échelle temporelle (semaine ou mois) sont inappropriées pour déterminer si c'est la hausse ou la baisse du niveau d'eau qui influence l'activité migratoire (Trépanier *et al.* 1996). Pour cette raison, nous avons décidé d'étudier les mouvements journaliers à travers deux trappes bidirectionnelles et de mesurer de façon journalière les facteurs abiotiques environnementaux. Deuxièmement, l'autocorrélation temporelle qui caractérise les séries chronologiques (données collectées sur des jours consécutifs) doit être considérée dans les analyses statistiques (Ostrom 1990).

MÉTHODES

L'étude s'est déroulée pendant l'été 2001 dans un court tronçon du ruisseau Marchand (45°45'N; 72°56'O), un tributaire du lac Édouard dans le Parc national de la Mauricie, Québec, Canada (Figure 1.1). Le tronçon du ruisseau relie deux macrohabitats lentiques: un étang formé par l'activité des castors (en amont; superficie d'environ 1 ha) et un lac (en aval; superficie de 178 ha). Le tronçon à l'étude est également séparé du lac de tête par un tronçon de 2.5 km (en amont de l'étang) sur lequel il y a entre 10 et 15 barrages de castor, dont quelques colonies sont encore actives. Les types d'habitat présents dans le tronçon de ruisseau sont principalement des fosses, des chenaux (angl. « glides ») et des rapides; le substrat dominant étant constitué de galets (64 à 256 mm). La pente moyenne est de 3.9°. Pendant l'été, la largeur moyenne du tronçon de ruisseau

(médiane et écart total, m) était de 2.7 (1.6-3.8), la profondeur maximale (cm) était de 11 (7-22), la vitesse de courant ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$; courantomètre Geneq GLFP-101-002) était de 14 (2-21), et le débit ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) était de 0.024 (0.001-0.055). Six espèces de poisson et une espèce d'écrevisse ont été capturées dans le tronçon de ruisseau à l'étude : l'omble de fontaine, la barbotte brune, le mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus* Mitchell), le ventre citron (*Phoxinus neogaeus* Cope), le mulot perlé (*Margariscus margarita* Cope), le ventre rouge du Nord (*P. eos* Cope), et l'écrevisse des Appalaches. Ces six espèces de poisson, ainsi que l'épinoche à cinq épines *Culaea inconstans* Kirtland, le touladi *Salvelinus namaycush* Walbaum, l'éperlan arc-en-ciel *Osmerus mordax mordax* Mitchell, et le mené à nageoires rouges *Lythrurus umbratilis* Girard, sont également retrouvés dans le lac Édouard.

Le tronçon de ruisseau a été divisé en 21 sections adjacentes, chacune d'environ 20 m de longueur. Chaque section a été échantillonnée cinq fois par pêche à l'électricité (appareil de pêche électrique Smith-Root 15-C) : 7 et 29 juin, 21 juillet, 10 et 30 août. Chaque section était fermée individuellement par des filets seines modifiés (taille des mailles : 6 mm); l'échantillonnage était alors effectué vers l'amont (3 à 5 passes de pêche). Nous avons utilisé ces données pour estimer l'abondance des espèces dans le ruisseau au cours de l'été, à l'aide de la méthode « removal » du programme CAPTURE (Rexstead et Burnham 1991).

Deux trappes bi-directionnelles (filet de type verveux; longueur de chaque aile: 2.6 m; longueur de la tuque: 3.66 m; taille des mailles: 6 mm) ont été utilisées pour examiner l'effet des variables environnementales et des classes d'âge (déterminées selon les histogrammes de fréquence) sur les mouvements estivaux des individus entre le tronçon de ruisseau et l'étang ou le lac (Figure 1.1). Les trappes ont été visitées à chaque jour vers 8:00 sur une période de 85 jours, du début juin à la fin août 2001. Les poissons et écrevisses capturés dans les trappes étaient mesurés (poisson : L_F , longueur à la fourche; écrevisse: L_T , longueur totale, du bout de la queue au rostre; au mm près) et pesés (au 0.1 g près). Les poissons (>55 mm L_F) et les écrevisses (>35 mm L_T , du bout de la queue au bout du rostre) étaient marqués par injection à l'aide des implants visuels

à l'élastomère (VIE tag; Northwest Marine Technology), dans la membrane de la nageoire caudale pour les poissons et dans le telson pour les écrevisses. Un indice de condition allométrique (K_n) a été calculé pour chaque poisson et écrevisse, selon le rapport entre le poids observé et le poids prédit par la longueur spécifique selon l'équation de régression longueur-poids.

Quatre facteurs environnementaux ont été mesurés de façon journalière: la température maximum (T; à partir des mesures horaires, à l'aide d'un thermographe VEMCO), le niveau d'eau (W; mesuré sur une tige métallique fixe installée en aval du tronçon à l'étude), la longueur de la photopériode (P) et l'intensité lumineuse de la lune (L), cette dernière estimée à l'aide de l'équation suivante :

$$\text{Intensité lumineuse} = \cos \left(2 \cdot \pi \cdot \frac{Nd}{29.53} \right)$$

où Nd est le nombre de jours depuis la dernière pleine lune et 29.53 est la durée d'un cycle lunaire, en jours. Quatre variables dérivées ont été calculées à partir des captures dans les trappes amont permettant l'entrée d'individus dans le ruisseau par l'étang (U_i) et la sortie d'individus vers l'étang (U_o), ainsi que dans les trappes aval permettant la sortie d'individus vers le lac (D_o) et l'entrée d'individus dans le ruisseau par le lac (D_i) :

$$\begin{aligned} \text{Bilan des trappes en amont (UBal)} &= U_i - U_o \\ \text{Bilan des trappes en aval (DBal)} &= D_i - D_o \\ \text{Immigration spécifique au ruisseau (IMMI)} &= D_i + U_i \\ \text{Émigration spécifique au ruisseau (EMI)} &= D_o + U_o \end{aligned}$$

en unités de nombre d'individus capturés par jour.

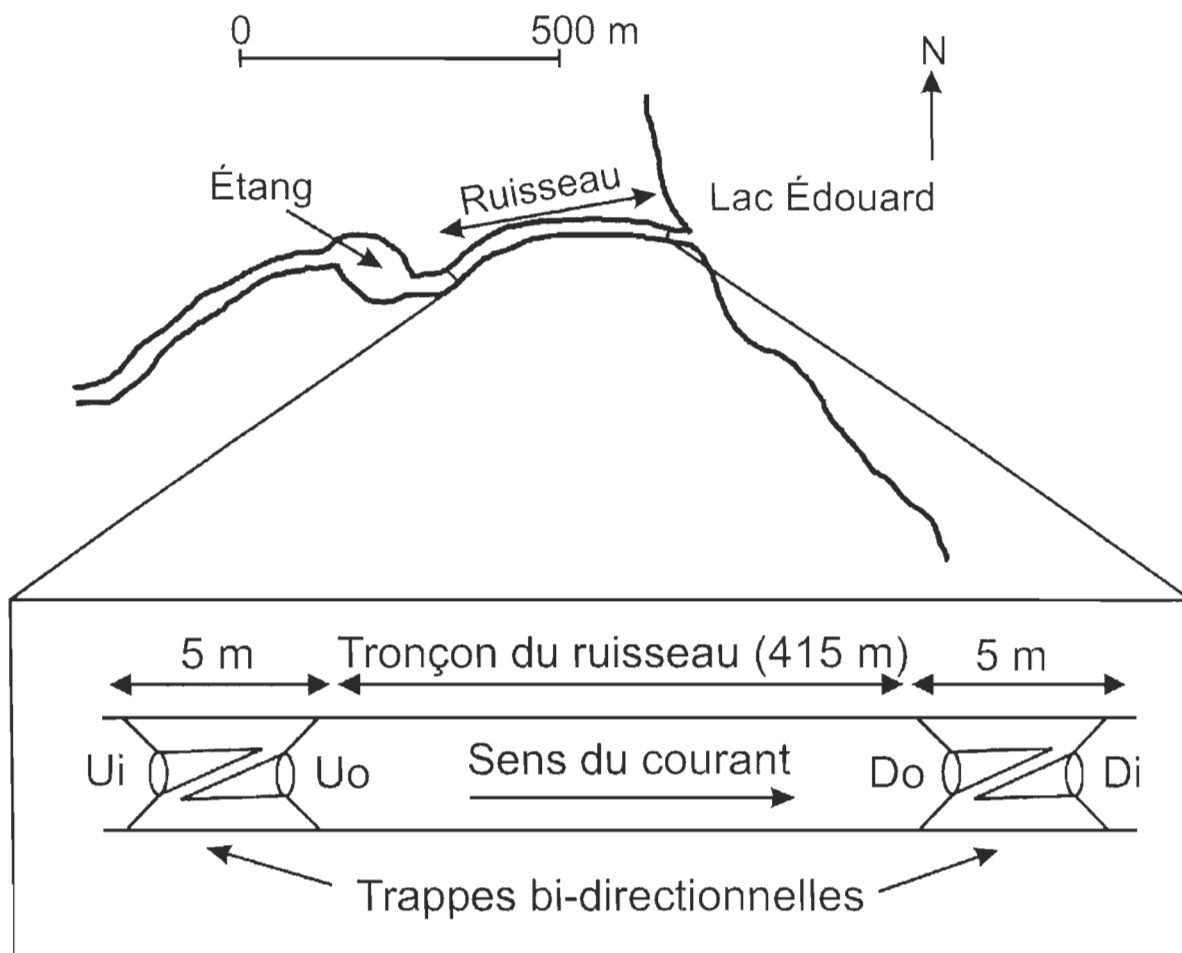


Figure 1.1. Schéma du site d'étude dans le Parc national de la Mauricie, Québec. Les individus capturés étaient relevés à chaque jour dans quatre trappes : « entrée-amont » (Ui), « sortie-amont » (Uo), « sortie-aval » (Do) et « entrée-aval » (Di).

Cinq variables cumulatives (nombre d'individus additionnés après chaque nouvelle journée de capture) ont été calculées à partir des variables précédentes: les bilans cumulatifs spécifiques aux sites amont et aval ont été calculés à partir respectivement de UBal et DBal; l'immigration et l'émigration cumulatives spécifiques au ruisseau ont été calculées à partir respectivement des variables IMMI et EMI; la balance cumulative spécifique au ruisseau a été calculée à partir de la variable du bilan IMMI - EMI.

Nous avons utilisé des régressions multiples, pour les trois espèces les plus abondantes, basées sur la méthode d'estimation des moindres carrés généralisée (angl. « generalized least squares », GLS; logiciel S-Plus, version 6.1) pour prendre compte de l'autocorrélation existante dans les données qui sont récoltées sur des jours consécutifs (Ostrom, 1990). Les termes d'interaction entre les variables environnementales et l'âge des individus (A) ont été testés, afin de déterminer si les réponses de déplacement face aux variables environnementales étaient spécifiques à l'âge. L'équation de régression utilisée est la suivante :

$$Y = b_0 + b_1 \cdot A + b_2 \cdot W + b_3 \cdot T + b_4 \cdot P + b_5 \cdot L + b_6 \cdot W \cdot T + \\ + b_7 \cdot A \cdot W + b_8 \cdot A \cdot T + b_9 \cdot A \cdot P + b_{10} \cdot A \cdot L + b_{11} \cdot A \cdot W \cdot T$$

Les variables indépendantes ont été centrées avant l'analyse pour éliminer la collinéarité non essentielle dans les termes d'interaction. Une correction de Bonferroni a été appliquée pour déterminer à partir de quelle valeur de probabilité (p) un effet était statistiquement significatif. Étant donné la présence de 11 coefficients reliés aux effets des variables dans l'équation de régression, la valeur de $\alpha = 0.05$ a été divisée par 11, donc l'effet sera significatif pour $p \leq 0.0045$.

Une analyse de covariance (ANCOVA) a été utilisée pour déterminer si les émigrants (individus capturés sortant du tronçon du ruisseau par les trappes bidirectionnelles) et les résidents (individus capturés par la pêche électrique dans le tronçon du ruisseau) différaient en taille ou dans l'indice de condition. Le modèle

ANCOVA a été construit selon que la longueur du corps ou l'indice de condition était la variable dépendante. Une variable catégorique (facteur principal) distinguait chaque individu selon qu'il était résident ou émigrant par les trappes aval ou amont. Le temps écoulé depuis le début de l'étude (7 juin) était utilisé en tant que covariable. Les ANCOVAs ont été effectuées par classe d'âge pour permettre d'identifier des réponses différentes selon les classes d'âge. Un test a posteriori, le HSD de Tukey, a été utilisé pour déterminer entre quels groupes d'individus (émigrant aval, émigrant amont et résident) se situait la différence.

RÉSULTATS

Les patrons de déplacement différaient fortement entre les espèces et les classes d'âge (Figure 1.2). Les échanges entre les macrohabitats ont été examinés séparément chez les trois espèces capturées le plus fréquemment dans les trappes bi-directionnelles (Tableau 1.1) : l'omble de fontaine (classe d'âge 0+ et 1+), la barbotte brune (classe d'âge 1+ et $\leq 2+$) et l'écrevisse des Appalaches (classe d'âge 1+ et $\leq 2+$).

Tableau 1.1. Nombre total des captures pour chaque espèce dans les trappes bi-directionnelles, par classe d'âge.

Espèce	Âge 0+	Âge 1+	Âge $\geq 2+$	Total
Omble de fontaine	142	98	10	250
Barbotte brune	5	86	29	120
Mulet à cornes	56	6	1	63
Mulet perlé	41	3		44
Ventre rouge du Nord	31			31
Ventre citron	16			16
Écrevisse des Appalaches	8	387	85	480

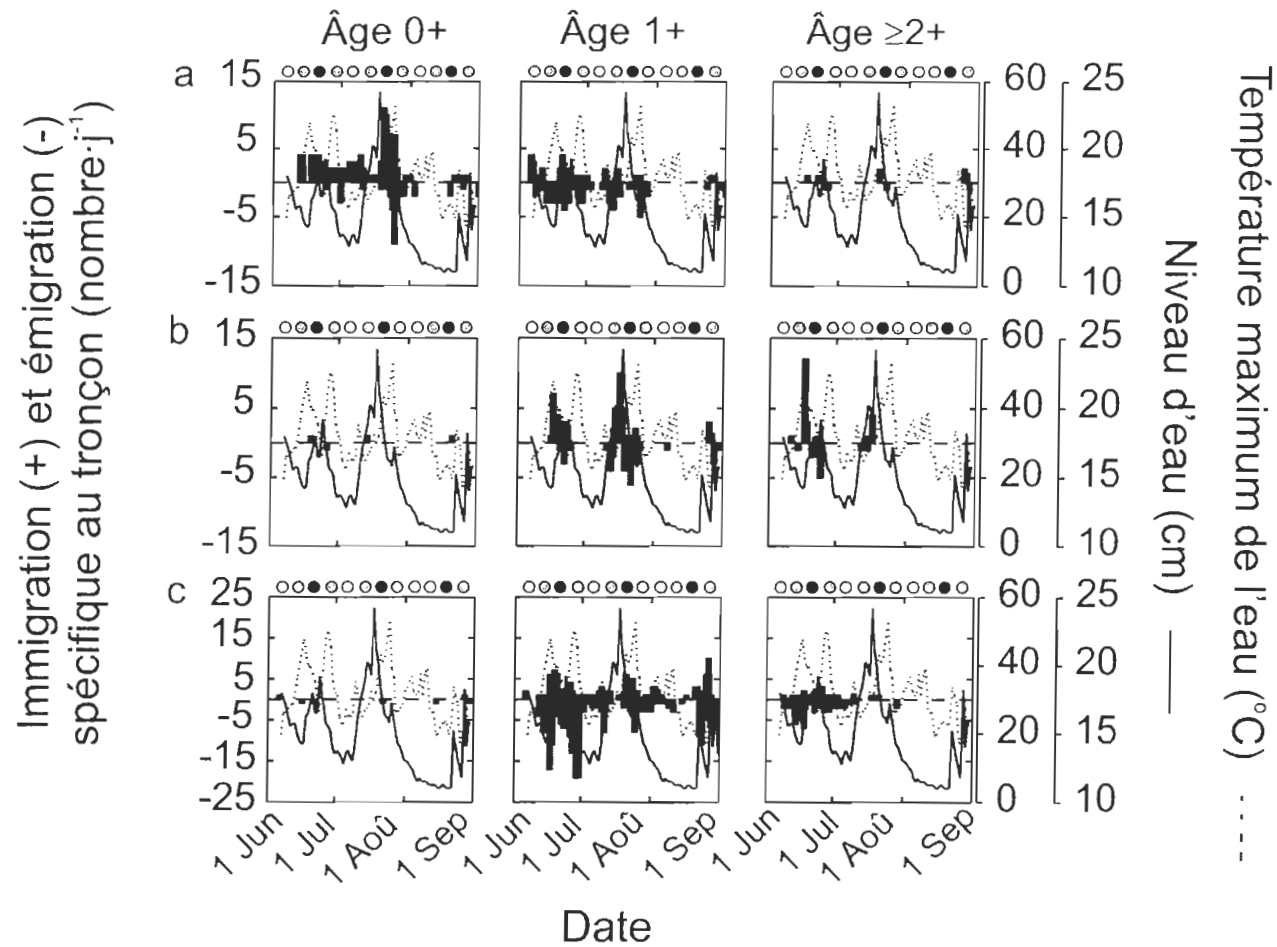


Figure 1.2. Immigration (valeurs positives) et émigration (valeurs négatives) journalières spécifiques au tronçon, en relation avec le niveau d'eau (—), la température (---) et les phases lunaires (pleine lune : ○; quartier : ◐; nouvelle lune : ●), par espèce et classe d'âge. a : omble de fontaine; b : barbotte brune; c : écrevisse des Appalaches.

Omble de fontaine

Les bilans cumulatifs révèlent trois patrons bien définis chez l'omble de fontaine. Tout d'abord, les individus d'âge 0+ augmentent en abondance dans le cours d'eau au fil de l'été (augmentation dans les séances de pêche à l'électricité et bilan cumulatif global positif; Figure 2.2, panneaux du bas). Les immigrants d'âge 0+ proviennent majoritairement du lac Édouard, comme montré par le bilan cumulatif spécifique à la trappe en aval (Figure 2.2, panneaux du centre).

Deuxièmement, les individus d'âge 1+ diminuent en abondance tout au long de l'été dans le cours d'eau (diminution dans les séances de pêche à l'électricité et bilan cumulatif global négatif; Figure 2.2, panneaux du bas). L'émigration nette se fait d'une façon plus importante en amont vers l'étang (bilan en amont fortement négatif; Figure 2.2, panneaux du centre).

Enfin, les individus d'âge $\geq 2+$ n'utilisent pas le cours d'eau durant l'été. Ces résultats suggèrent que le tronçon de ruisseau est utilisé par les ombles de fontaine à partir de l'âge 0+ jusqu'à l'âge 1+ et qu'ensuite les ombles de fontaine quittent le ruisseau pour les environnements lenticques.

La relation entre le statut migratoire et la taille de l'individu (L_F) était différente entre les ombles 0+ et 1+. Aucun effet du statut migratoire sur la taille de l'individu était visible chez les ombles 0+ (test HSD de Tukey, $P > 0.05$), alors que les résidents étaient significativement plus petits (L_F , 114.2 ± 1.7 mm) chez les ombles d'âge 1+ (test HSD de Tukey, $P < 0.001$). L'indice de condition (K_n) ne différait pas selon le statut migratoire chez les ombles d'âge 0+ (test HSD de Tukey, $P > 0.05$). Cependant, l'indice de condition était lié au statut migratoire chez les ombles d'âge 1+ ; plus spécifiquement, les résidents avaient un indice de condition plus élevé (moyenne de $K_n \pm \text{é.t.}$, 1.07 ± 0.01) que les ombles émigrants vers le lac (K_n , 1.00 ± 0.02) ou vers l'étang (K_n , 0.94 ± 0.01) (test HSD de Tukey, $P < 0.001$).

Les termes d'interactions significatifs dans les régressions multiples en série chronologique démontrent que les effets des variables environnementales dépendent de l'âge des individus (Tableau 1.2). De plus, l'interaction triple A·W·T était significative dans les régressions pour l'immigration et le bilan des trappes en amont (Tableau 1.2), indiquant que la réponse de déplacement entre macrohabitats est influencée par l'action conjointe de la température et du niveau d'eau, tout en étant spécifique à l'âge. L'immigration globale et l'immigration dans le tronçon par l'étang en amont sont positivement influencées, chez les individus d'âge 0+, par l'augmentation conjointe du niveau d'eau et de la température (Figure 2.3a et b). Par contre, chez les ombles de fontaine d'âge 1+ la réponse de déplacement entre macrohabitats est très faible avec une variation de moins de deux individus par jour (comparativement à près de six chez les 0+), et l'immigration par les trappes en amont répond plus selon la température de l'eau que selon le niveau d'eau (Figure 2.3a et b). La photopériode a peu d'influence sur l'émigration, bien que la réponse de déplacement soit différente entre les deux classes d'âge (Figure 1.3). Enfin, l'émigration globale du ruisseau augmente avec une augmentation de la température pour les deux classes d'âge (Tableau 1.2).

Barbotte brune

Les divers bilans cumulatifs montrent qu'il y a un fort taux de renouvellement de barbottes brunes d'âges 1+ et $\geq 2+$ dans le tronçon du ruisseau (Figure 2.4). Tout d'abord, le bilan global du tronçon indique que les barbottes brunes ont eu une faible abondance dans le ruisseau tout au long de l'été et que les individus d'âge 0+ n'ont pas utilisé le tronçon (Figure 2.4, panneaux du bas). Par contre, les barbottes d'âge 1+ et $\geq 2+$ ont fortement immigré dans le tronçon principalement en provenance de l'étang (Figure 2.4, panneaux du centre), mais avec une émigration en parallèle très similaire vers le lac en aval (Figure 2.4, panneaux du centre), indiquant ainsi une utilisation à très court terme du tronçon de ruisseau. Ceci indique que les barbottes âgées de $\geq 1+$ passent rapidement d'un petit environnement lentique (étang) vers un environnement lentique plus grand (lac); ces déplacements se font par l'entremise du tronçon de ruisseau.

Tableau 1.2. Coefficients des modèles de régression multiple pour les variables dépendantes immigration (IMMI), émigration (EMI), bilan des trappes en amont (UBal) et bilan des trappes en aval (DBal), par espèce. L'autocorrélation temporelle de premier ordre, AR(1), et les coefficients de régression, R^2 , sont également donnés pour chaque modèle. Les caractères gras indiquent que les coefficients sont statistiquement significatifs selon la valeur de p ajustée par la correction de Bonferroni.

Terme du modèle	Omble de fontaine				Barbotte brune				Écrevisse des Appalaches			
	IMMI	EMI	UBal	DBal	IMMI	EMI	UBal	DBal	IMMI	EMI	UBal	DBal
Constante	0.629	0.595	-0.118	0.170	0.403	0.260	0.361	-0.200	0.756	1.937	-0.110	-1.057
Âge (A)	-0.245	0.256	-0.177	-0.312	-0.194	-0.060	-0.244	0.110	-0.478	-1.205	0.072	0.659
Niveau d'eau (W)	0.046	0.017	0.031	-0.005	0.063	0.031	0.056	-0.032	0.036	-0.013	0.067	-0.015
Temp. Max. (T)	0.184	0.187	0.066	-0.079	-0.037	0.007	-0.063	0.020	0.235	0.578	-0.178	-0.167
Photopériode (P)	0.217	0.047	-0.292	0.483	-0.039	-0.025	-0.067	0.101	-0.221	0.162	-0.771	0.363
Luminosité lunaire (L)	0.234	-0.039	0.195	0.015	-0.321	-0.066	-0.351	0.015	0.086	-0.181	0.035	0.222
W · T	0.030	0.006	0.019	0.003	0.005	0.009	0.001	-0.008	0.014	-0.007	0.008	0.011
A · W	-0.031	-0.007	-0.030	0.004	-0.026	-0.043	-0.026	0.042	-0.035	-0.020	-0.055	0.041
A · T	-0.244	-0.055	-0.141	-0.053	0.014	-0.073	-0.002	0.092	-0.185	-0.451	0.162	0.104
A · P	0.080	0.412	-0.048	-0.278	0.125	0.301	0.047	-0.227	0.461	0.566	0.567	-0.680
A · L	-0.222	-0.159	-0.160	0.068	0.140	-0.334	0.203	0.279	-0.215	-0.130	-0.203	0.120
A · W · T	-0.032	-0.008	-0.021	-0.004	0.001	-0.020	-0.000	0.021	-0.016	-0.013	-0.013	0.010
AR(1)	-0.024	0.081	0.139	0.097	0.518	0.141	0.447	0.172	0.114	0.215	0.205	0.230
R^2	0.42	0.24	0.29	0.17	0.23	0.33	0.35	0.22	0.34	0.32	0.19	0.16

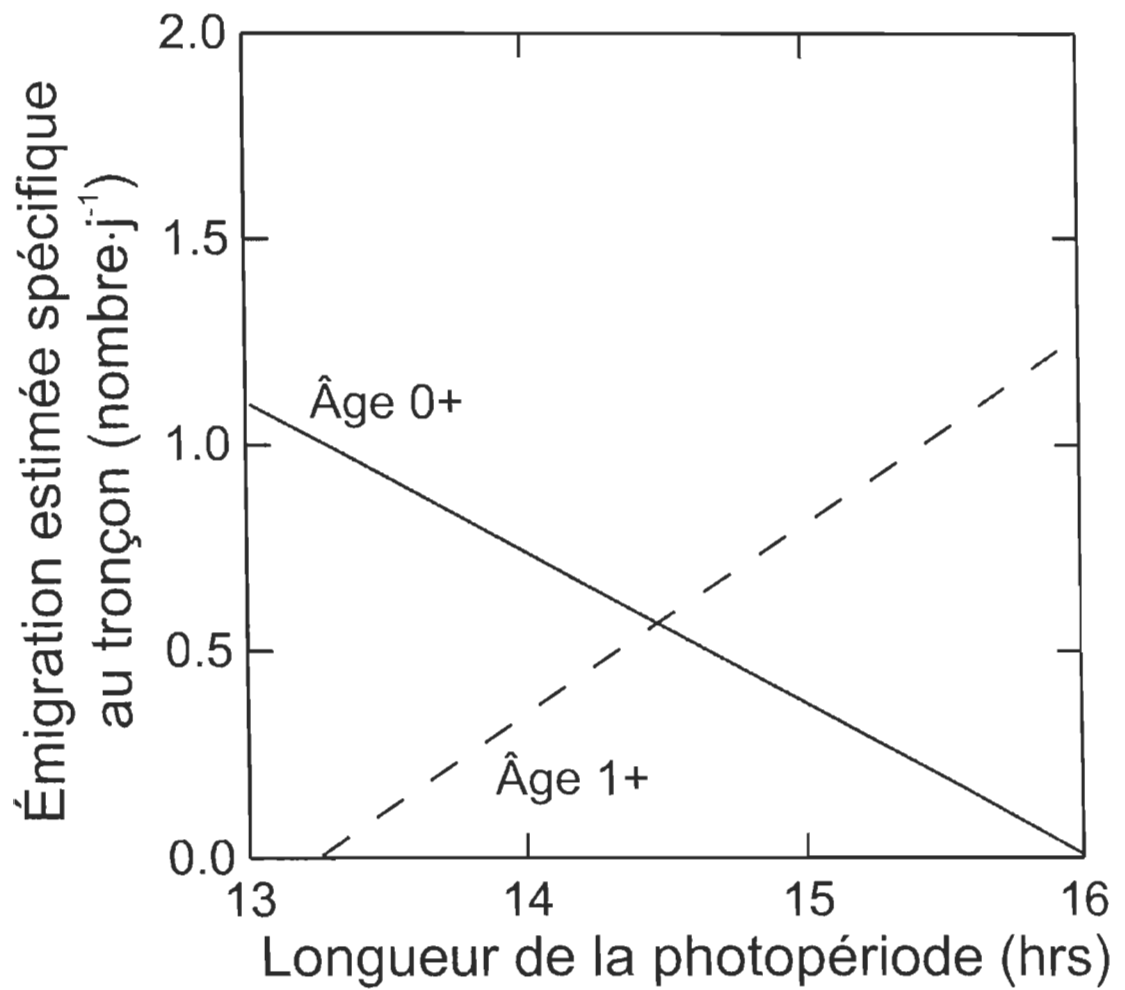


Figure 1.3. Émigration spécifique au tronçon chez les ombles de fontaine d'âge 0+ (—) et 1+ (----) en réponse à la longueur de la photopériode (heures). Valeurs estimées par le modèle GLS.

Il n'y avait aucune différence significative dans la taille des individus (L_F) ou l'indice de condition (K_n) entre les résidents les deux catégories d'émigrants (ANCOVA, $P > 0.05$).

L'effet combiné du niveau d'eau et de la température influence significativement l'émigration vers le lac et les échanges ruisseau-lac (Tableau 1.2). De la même façon que pour l'omble de fontaine, la réponse est spécifique à l'âge et est plus prononcée chez les plus jeunes individus (âge 1+; Figure 2.5). L'émigration augmente donc avec une augmentation conjointe de la température et du niveau d'eau pour les juvéniles et principalement avec une augmentation du niveau d'eau chez les barbottes d'âge $\geq 2+$. Le niveau d'eau explique également l'immigration dans le tronçon, particulièrement en provenance de l'étang en amont, et la réponse de déplacement est également plus prononcée chez les juvéniles (Figure 2.6a et b). La longueur de la photopériode et la luminosité lunaire influencent aussi l'émigration spécifique au cours d'eau et ce, de façon spécifique à l'âge (Tableau 1.2; Figure 2.6c et d). Comparativement à l'influence du niveau d'eau, la photopériode et la luminosité lunaire ont eu un effet beaucoup plus faible sur l'émigration (moins de 1.5 individus par jour comparativement à 4 individus par jour pour le niveau d'eau; Figure 2.6).

Écrevisse des Appalaches

Les écrevisses d'âge 0+ étaient fréquemment capturés dans le tronçon de ruisseau par la pêche à l'électricité, mais étaient rarement capturés dans les trappes (Tableau 1.1). L'abondance d'individus d'âge 1+ et $\geq 2+$ dans le tronçon du ruisseau a diminué tout au long de l'été comme conséquence de l'émigration continue vers les milieux lenticques (Figure 2.7, panneaux du bas), majoritairement vers le lac en aval (Figure 2.7, panneaux du milieu).

La relation entre le statut migratoire et la taille de l'individu (L_T) était différente entre les écrevisses d'âge 1+ et $\geq 2+$. Chez les 1+, les résidents étaient légèrement, mais significativement, plus petits (moyenne de $L_T \pm \text{é.t.}$, 44.9 ± 0.2 mm) que les écrevisses émigrant vers le lac (L_T , 48.9 ± 0.5 mm) (test HSD de Tukey,

$P < 0.001$) ou vers l'étang (L_T , 46.8 ± 0.7) (test de Tukey HSD, $P = 0.007$). Le statut migratoire n'avait aucun effet visible sur la taille des écrevisses d'âge $\geq 2+$ (test HSD de Tukey, $P > 0.05$). L'indice de condition dépendait du statut migratoire chez l'écrevisse pour les deux classes d'âge $1+$ et $\geq 2+$. Chez les $1+$, les résidents avaient des valeurs d'indice de condition plus faibles (moyenne de $K_n \pm \text{é.t.}$, 0.96 ± 0.01) que les émigrants vers le lac (K_n , 1.22 ± 0.02) ou vers l'étang (K_n , 1.08 ± 0.02) (test HSD de Tukey, $P < 0.001$). Chez les $\geq 2+$, les résidents avaient aussi un indice de condition plus faible (moyenne de $K_n \pm \text{é.t.}$, 0.90 ± 0.04) que les écrevisses émigrants vers le lac (K_n , 1.11 ± 0.04) (test HSD de Tukey, $P < 0.001$) ou vers l'étang (K_n , 1.08 ± 0.03) (test HSD de Tukey, $P = 0.007$).

La température et le niveau d'eau influencent positivement l'immigration et l'émigration des individus d'âge $1+$, alors qu'ils exercent très peu d'influence sur le déplacement des écrevisses d'âge $\geq 2+$ (Figure 2.8a, b et c). Enfin, la photopériode exerce également une influence significative sur l'immigration et ce, de façon spécifique à l'âge (Tableau 1.2). L'immigration chez les individus $1+$ est plus prononcée lorsque la photopériode est courte vers la fin de l'été, alors que les déplacements des individus d'âge $\geq 2+$ sont faiblement influencés par la photopériode (Figure 2.8d).

DISCUSSION

Échange entre macrohabitats chez l'omble de fontaine

L'immigration nette des ombles d'âge $0+$ dans le tronçon de ruisseau à l'étude ainsi que l'émigration nette des ombles d'âge $1+$ vers le lac Édouard et l'étang ont amené des changements considérables dans l'abondance et la structure démographique de l'omble de fontaine dans le ruisseau au cours de l'été. Ces échanges entre macrohabitats indiquent qu'il y a une utilisation différentielle des macrohabitats selon l'âge des ombles de fontaine. Tel qu'observé dans d'autres études (Curry *et al.* 1993; Erkinaro 1995; Schlosser 1995; Erkinaro *et al.* 1997), la distribution des ombles de fontaine dans le tronçon du ruisseau indique que celui-ci

était utilisé en tant qu'aire d'élevage pour les 0+, alors que la plupart des ombles de fontaine d'âge 1+ quittaient le tronçon vers le lac et l'étang. Ces résultats sont également en accord avec les observations de Bembo *et al.* (1993), qui avaient observé l'utilisation des tributaires comme aire d'élevage chez les juvéniles de la truite brune, alors que les individus plus vieux colonisaient la rivière principale.

Les déplacements vers l'amont entre le milieu fluvial et lentique chez les tacons du saumon Atlantique (Erkinaro et Gibson 1997a) peuvent être comparés à nos résultats, où l'émigration nette des 1+ était plus forte vers l'étang. Cependant, les individus d'âge 1+ émigraient également en aval, vers le lac. Ces résultats suggèrent donc que pendant l'été les individus d'âge $\geq 1+$ préfèrent les macrohabitats lenti-ques, tel qu'observé chez le saumon Atlantique (Erkinaro et Gibson 1997a; Erkinaro *et al.* 1998), ou préfèrent des habitats plus profonds que le ruisseau ne pouvait offrir en grand nombre pendant l'été, nécessitant ainsi un déplacement vers les macrohabitats lenti-ques (Heggenes 1988).

Pour les ombles de fontaine d'âge 0+, les avantages d'utiliser le tronçon de ruisseau en tant qu'aire d'élevage sont probablement (1) une meilleure croissance, comme révélé par l'indice de condition significativement plus élevé chez les résidents du tronçon comparativement à toutes les catégories de migrants et (2) une augmentation de la survie, car la prédation et la compétition interspécifique sont probablement moins élevées qu'en lac (Curry *et al.* 1993; Erkinaro et Gibson 1997a). Plus particulièrement, la survie des jeunes ombles de fontaine pourrait être plus faible dans le lac Édouard que dans le ruisseau, car il y a plus de prédateurs (poissons piscivores tels le touladi et l'omble de fontaine adultes) et de compétiteurs potentiels (neufs espèces autres que l'omble de fontaine). Le comportement observé chez les 0+ de l'omble de fontaine est également observé chez d'autres espèces. Par exemple, chez les 0+ de l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides* Lacépède), le déplacement du lac vers les tributaires se fait probablement en réponse à la prédation et à la compétition dépendante de la densité pour les ressources avec les juvéniles des autres espèces de poisson (Schlosser *et al.* 2000).

Les résultats n'ont indiqué aucune différence concernant la taille et l'indice de condition entre les résidents et les émigrants des ombles d'âge 0+, alors que chez

les 1+, les individus de plus grande taille et dont l'indice de condition était plus faible émigraient vers les environnements lentiques. La théorie sur les cycles de vie prédit que la décision d'un individu de changer d'habitat est un mécanisme adaptatif basé sur des comparaisons entre l'état physiologique actuel de l'individu, ou le taux de changement dans cet état, et des seuils déterminés génétiquement (Thorpe *et al.* 1998). Il demeure toujours incertain quels aspects de l'état de l'individu (e.g., longueur, poids, quantité de lipides, développement des gonades, croissance récente, ou autres) sont utilisés, seuls ou en combinaison, dans de telles comparaisons. Plusieurs études soulignent que chez les poissons salmonidés, les individus ayant la croissance la plus rapide ont tendance à changer d'habitat quand l'habitat source est limitant pour une croissance ultérieure (Jonsson 1985; Huntingford *et al.* 1992; Erkinaro et Niemelä 1995; Erkinaro *et al.* 1998; Halvorsen et Svenning 2000). Les résultats de la présente étude suggèrent que chez les ombles de fontaine d'âge 1+, la classe d'âge impliquée dans une émigration nette et dont les individus avaient une croissance en longueur plus rapide (plus grande taille que les résidents), se déplaçaient vers les habitats lentiques peut-être à cause d'une limitation en nourriture dans le ruisseau (indice de condition plus faible que les résidents).

La mobilité des poissons entre le lac et le tronçon, et entre le tronçon et l'étang, dépend des barrières physiques, telles le débit, qui contrôlent le nombre de migrants entre les macrohabitats lentiques et lotiques (Schlosser 1995). Cela pourrait expliquer le fait que la plupart des déplacements chez l'omble de fontaine se soient fait avant le mois d'août, quand le niveau d'eau était très bas. Par conséquent, l'augmentation du niveau d'eau dans le tronçon de ruisseau devait probablement faciliter et inciter les déplacements (immigration ou émigration) entre les différents macrohabitats chez l'omble de fontaine.

Les résultats montrent que le niveau d'eau et la température peuvent agir simultanément sur le comportement de déplacement et que la réponse de déplacement par rapport aux facteurs environnementaux dépend de l'âge des individus. Ainsi, les ombles de fontaine d'âge 0+ avaient une réponse de déplacement (immigration totale et immigration par l'amont) plus forte face aux facteurs environnementaux (niveau d'eau et température) que les individus plus âgés. Cela correspond aux observations de Schlosser (1985) sur l'abondance des jeunes

classes d'âge (pour plusieurs espèces de poisson), qui était plus influencée surtout par les facteurs environnementaux tels que la température et le niveau d'eau, alors que l'abondance des classes d'âge plus âgées était plus influencée par les interactions biotiques tels la compétition intra-spécifique ou inter-spécifique et la prédation.

Finalement, les résultats de la présente étude montrent que la longueur de la photopériode semble avoir une faible influence sur l'émigration dans le cours d'eau.

Échanges entre macrohabitats chez la barbotte brune

La présence de barbottes d'âge 0+ trouvées mortes dans les ailes de la trappe en amont, ainsi que l'absence totale de montaison de barbotte vers l'étang, laissent supposer la présence d'aires de reproduction dans l'étang ou plus en amont dans le ruisseau à l'étude. Également, il est connu que les barbottes brunes se reproduisent sur le sable ou les substrats boueux dans des environnements lenticulaires chauds (Scott et Crossman 1974), ce qui correspond aux caractéristiques des étangs formés par l'activité des castors.

Les résultats de la présente étude montrent que les barbottes brunes de classes d'âge intermédiaires (1+ et $\geq 2+$) provenaient de l'étang en amont et se déplaçaient vers le lac durant l'été en utilisant le tronçon du ruisseau et ce, principalement chez les individus d'âge 1+. Ceci est en accord avec l'observation de Schlosser (1995), où la colonisation d'un cours d'eau était faite principalement par les barbottes noires d'âge $\geq 1+$. Également, Keast et Fox (1990) avaient observé que la barbotte brune dans les étangs formés par l'activité des castors était représentée principalement par les individus d'âge 0+ et 1+.

Les déplacements vers l'aval semblent donc être le principal processus déterminant l'abondance de la barbotte brune dans le tronçon de ruisseau à l'étude. Cependant, si le nombre de barbottes émigrant du ruisseau Marchand (moins de 50 individus pendant tout l'été) est représentatif des autres tributaires, la dispersion de ces individus à partir des tributaires vers le lac pourrait ne pas avoir d'impact majeur

sur la densité et la structure d'âge des barbottes brunes du lac Édouard. Néanmoins, même les dispersions de moyenne intensité peuvent lier les populations de différents tributaires favorisant ainsi le maintien de la diversité génétique au sein d'une métapopulation.

La dispersion rapide entre l'étang et les habitats lacustres est en accord avec l'absence de différences dans la taille et l'indice de condition entre les barbottes résidentes et celles émigrant du ruisseau. Ces résultats s'expliquent probablement à cause du fait que les temps de résidence dans le cours d'eau étaient semblables entre les deux groupes et trop courts pour que des différences s'établissent.

Le niveau d'eau était le facteur environnemental qui stimulait le plus l'immigration dans le tronçon de ruisseau chez la barbotte. Chez la barbotte noire, l'émigration à partir d'un étang augmentait lorsque le débit du cours d'eau était augmenté lors d'une expérience contrôlée (Schlosser 1995). Les mouvements de la barbotte brune du ruisseau vers le lac étaient également influencés conjointement par le niveau d'eau et la température. La présence d'un effet de la température aux trappes situées en aval, peut être expliqué par le fait que la température est plus élevée et plus stable dans l'étang que dans le ruisseau, où la présence d'un couvert forestier réduit la température.

Échange entre macrohabitats chez l'écrevisse des Appalaches

L'abondance des individus pour toutes les classes d'âge a diminué tout au cours de l'été dans le tronçon de ruisseau à l'étude, mais les mécanismes expliquant le déclin étaient différents selon les classes d'âge. Le ruisseau est un réservoir de nourriture pour l'écrevisse, mais est aussi un refuge contre la prédation de par sa structure physique (substrat grossier, débris ligneux, différentes profondeurs) (Usio & Townsend 2000). L'utilisation des différents habitats dans le ruisseau par les écrevisses dépend de leur taille, qui détermine leur vulnérabilité aux poissons et aux prédateurs terrestres. Le choix d'habitat peut donc refléter un compromis entre la croissance et la mortalité par rapport à une prédation aquatique ou terrestre, (Mather & Stein 1993; Englund 1999; Englund & Krupa 2000). Dans la présente étude, le

déclin des écrevisses d'âge 0+ est probablement dû à la prédation, car leur taille (L_T moyenne, 22 mm; 7-34 mm) suggère qu'ils étaient vulnérables à la prédation pendant toute la période étudiée. Selon les résultats d'une expérience, les petits *Cambarus* et *Orconectes* (L_T , 25-30 mm) étaient vulnérables à la prédation à la fois en milieu peu profond, tel les rapides et chenaux, et dans les fosses, par les prédateurs terrestres dans le premier milieu et par les poissons dans le second (Englund & Krupa 2000). Les plus grosses écrevisses (50-75 mm) peuvent cependant fuir les prédateurs terrestres dans les habitats plus profonds, où elles sont trop grosses pour être consommées par les poissons. Contrairement aux écrevisses d'âge 0+, la taille des 1+ (29-65 mm) et des $\geq 2+$ (59-79 mm) leur permettait de trouver refuge dans les poches d'eau profondes du ruisseau.

Le niveau d'eau a toutefois diminué en moyenne de 2,5 % par jour pendant toute l'étude, diminuant ainsi le nombre de refuges disponibles, ce qui pourrait avoir induit l'émigration des écrevisses d'âge 1+ et $\geq 2+$. Cependant, chez les écrevisses d'âge 1+, la tendance générale d'émigrer du ruisseau a été accompagnée de quelques épisodes d'immigration associés à la hausse du niveau d'eau (voir plus bas).

Par ailleurs, les émigrants étaient plus gros (classe d'âge 1+), et avaient un meilleur indice de condition (classe d'âge 1+ et $\geq 2+$), que les résidents, suggérant qu'en plus de la disponibilité saisonnière des refuges, la décision de quitter le ruisseau pour les habitats lenticques dépendrait aussi de l'état physiologique actuel de l'écrevisse, comme proposé précédemment pour l'omble de fontaine.

Les facteurs environnementaux ayant le plus d'effet sur les déplacements de l'écrevisse étaient le niveau d'eau et la température. La réponse à ces variables était plus forte chez la classe d'âge juvénile (1+), tel qu'observé chez l'omble de fontaine et la barbotte brune. À la fois l'immigration et l'émigration étaient stimulées par l'augmentation de la température, ce qui est en accord avec d'autres études qui ont trouvé que l'activité générale chez les écrevisses était influencée positivement par une augmentation de la température de l'eau (*C. bartoni* et *O. virilis* : Somers et Stechey 1986; Somers et Green 1993; *P. clarkii* : Gherardi *et al.* 2000). L'immigration des écrevisses dans le ruisseau a également augmenté avec une hausse

des niveaux d'eau, possiblement à cause de l'augmentation des poches d'eau profonde, augmentant ainsi le nombre de refuges disponibles.

CONCLUSIONS

Les résultats dressent un portrait très variable de la dynamique de populations pour les trois espèces à l'étude (Figure 1.4). Ils indiquent également qu'un même macrohabitat (le tronçon de ruisseau) jouait plusieurs rôles, soit une aire d'élevage et de croissance pour l'omble de fontaine, un corridor de dispersion pour la barbotte brune et un refuge pour l'écrevisse des Appalaches. De plus, l'utilisation du tronçon de ruisseau était fortement spécifique à l'âge et à l'espèce, tout comme la réponse aux variables environnementales. Ces résultats illustrent que prélever seulement une image ponctuelle de l'abondance est déconseillé, si l'on vise à protéger des espèces qui utilisent plusieurs macrohabitats au cours de leur cycle de vie. Également, pour les trois espèces à l'étude, une augmentation dans la température, le niveau d'eau, ou une combinaison des deux, favorisait généralement les déplacements entre macrohabitats, en particulier chez les juvéniles. Ainsi, des changements dans les conditions hydrologiques résultant des changements climatiques ou des activités anthropogéniques locales pourraient modifier la connectivité entre les macrohabitats et avoir ainsi des impacts majeurs, surtout dans le maintien des classes d'âge juvéniles. Finalement, les résultats soulignent trois aspects de la dynamique des mouvements: les différences interspécifiques, les variations ontogéniques et la connectivité via l'effet de corridor, qui peuvent avoir des implications majeures dans l'évaluation des habitats à l'échelle locale ou à celle du paysage.

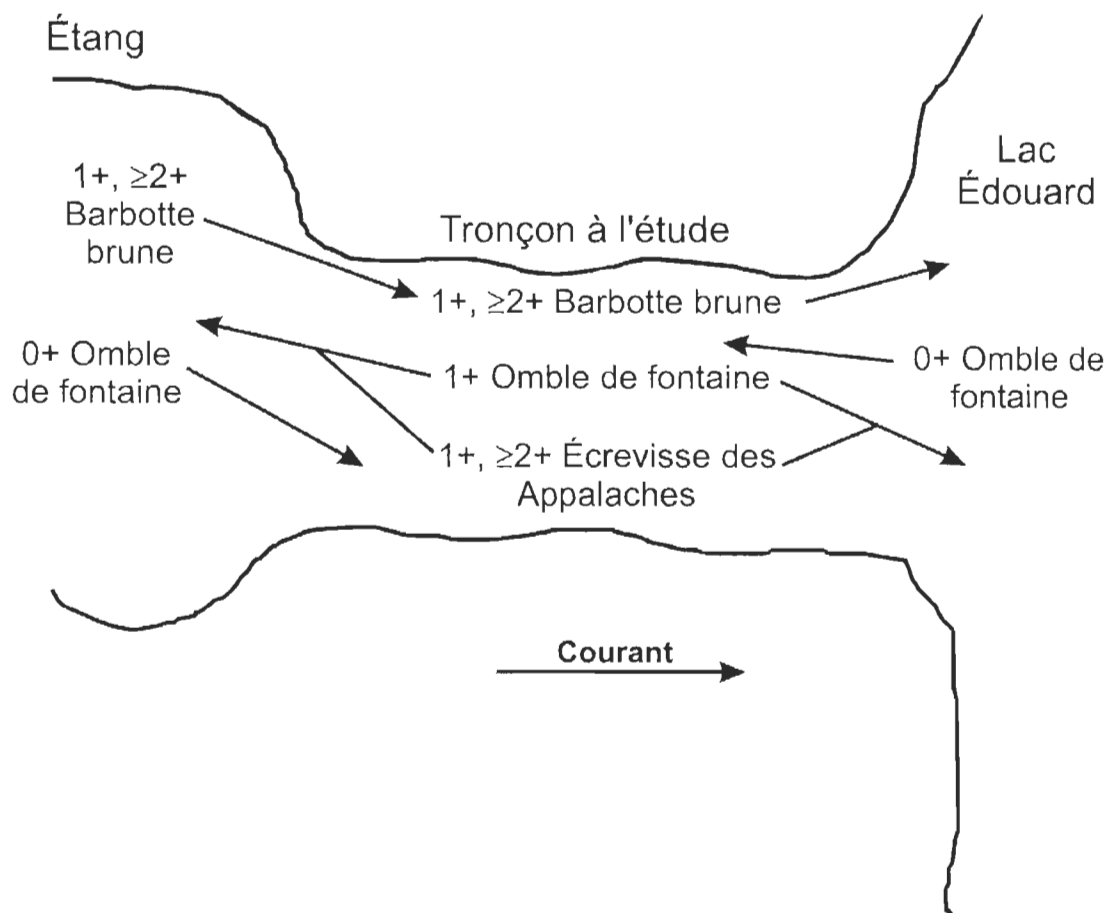


Figure 1.4 Déplacements nets au cours de l'été chez l'omble de fontaine, la barbotte brune et l'écrevisse des Appalaches, par classe d'âge.

RÉFÉRENCES

- Banks, J.W. (1969). A review of literature on the upstream migration of adult salmonids. *Journal of Fish Biology* **1**, 85-36.
- Bélanger, G. et Rodríguez, M.A. (2001). Homing behaviour of stream-dwelling brook charr following experimental displacement. *Journal of Fish Biology* **59**, 987-1001.
- Bélanger, G. et Rodríguez, M.A. (2002). Local movement as a measure of habitat quality in stream salmonids. *Environmental Biology of Fishes* **64**, 155-164.
- Bembo, D.G., Beverton, R.J.H., Weightman, A.J. et Cresswell, R.C. (1993). Distribution, growth and movement of River Usk brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Fish Biology* **43** (Supp. A), 45-52.
- Crocker, D.W., et Barr, D.W. (1968). *Handbook of the Crayfishes of Ontario*. Toronto: University of Toronto Press. 158 pp.
- Curry, R.A., Allen, S., Fox, M.G., et Morgan, G.E. (1993). Growth and food of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in lake and creek environments. *Environmental Biology of Fishes* **37**, 131-138.
- Englund, G. (1999). Effects of fish on the local abundance of crayfish in stream pools. *Oikos* **87**, 48-56.
- Englund, G. et Krupa, J.J. (2000). Habitat use by crayfish in stream pools: influence of predators, depth and body size. *Freshwater Biology* **43**, 75-83.
- Erkinaro, J. (1995). The age structure and distribution of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., in small tributaries and main stems of the subarctic River Teno, northern Finland. *Ecology of Freshwater Fish* **4**, 53-61.
- Erkinaro, J., Dempson, J.B., Julkunen, M. et Niemelä, E. (1997). Importance of ontogenetic habitat shifts to juvenile output and life history of Atlantic salmon in a large subarctic river; an approach based on analysis of scale characteristics. *Journal of Fish Biology* **51**, 1174-1185.

- Erkinaro, J. et Gibson, R.J. (1997a). Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada. *Journal of Fish Biology* **51**, 373-388.
- Erkinaro, J. et Gibson, R.J. (1997b). Movements of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr and brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in lakes, and their impact on single-census population estimation. *Fisheries Management and Ecology* **4**, 369-384.
- Erkinaro, J. et Niemelä, E. (1995). Growth differences between the Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, of nursery brooks and natal rivers in the River Teno watercourse in northern Finland. *Environmental Biology of Fishes* **42**, 277-287.
- Erkinaro, J., Niemelä, E., Saari, A., Shustov, Y. et Jørgensen, L. (1998). Timing of habitat shift by Atlantic salmon parr from fluvial to lacustrine habitat: analysis of age distribution, growth, and scale characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 2266-2273.
- Fahrig, L. et Merriam, G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8**, 50-59.
- Gherardi, F., Barbaresi, S. et Salvi, G. (2000). Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. *Aquatic Sciences* **62**, 179-193.
- Gherardi, F., Barbaresi, S. et Villanelli, F. (1998). Movement patterns of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*, in a Tuscan stream. *Journal of Freshwater Ecology* **13**, 413-424.
- Gowan, C. et Fausch, K.D. (1996). Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: re-evaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 1370-1381.
- Halvorsen, M. et Svenning, M.-A. (2000). Growth of Atlantic salmon parr in fluvial and lacustrine habitats. *Journal of Fish Biology* **57**, 145-160.
- Harvey, B.C., Ferguson, H.M., Jackson, D.A., Choi, J.S. et Somers, K.M. (1993). Short-term movement of the crayfish *Cambarus bartoni* in a small lake. *Bulletin of*

the Ecological Society of America **74**, S269-270.

Heggenes, J. (1988). Effects of short-term flow fluctuations on displacement of, and habitat use by, brown trout in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **117**, 336-344.

Hellawell, J.M., Leatham, H. et Williams, G.I. (1974). The upstream migratory behavior of salmonids in the River Frome, Dorset. *Journal of Fish Biology* **6**, 729-744.

Holmes, E.E., Lewis, M.A., Banks, J.E., et Veit, R.R. (1994). Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology* **75**, 17-29.

Huntingford, F.A., Thorpe, J.E., Garcia de Leaniz, C. et Hay, W. (1992). Patterns of growth and smolting in autumn migrants from a Scottish population of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **41** (suppl. B), 43-51.

Hutchings, J.A. (1986). Lakeward migrations by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 732-741.

Jensen, A.J., Heggberget, T.G. et Johnsen, B.O. (1986). Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, northern Norway. *Journal of Fish Biology* **29**, 459-465.

Jonsson B. (1985). Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* **114**, 182-194.

Juanes, F., Letcher, B.H. et Gries, G. (2000). Ecology of stream fish: insights gained from an individual-based approach to juvenile Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish* **9**, 65-73.

Keast, A. et Fox, M.G. (1990). Fish community structure, spatial distribution and feeding ecology in a beaver pond. *Environmental Biology of Fishes* **27**, 201-214.

Keller, T.A. et Moore, P.A. (1999). Effects of ontogeny and odors on behavior: the influence of crayfish size and fish odors on crayfish movement. *Marine and*

Freshwater Behaviour and Physiology **33**, 35-50.

Laughton, R. (1991). The movements of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. *Scottish Fisheries Research Report* **50**, 18 pp.

Lidicker, W.Z., Jr. et Stenseth, N.C. (1992). To disperse or not to disperse: who does it and why? p. 21-36 In N.C. Stenseth et W.Z. Lidicker Jr. (eds), *Animal Dispersal : Small Mammals as a Model*. Chapman & Hall, Great Britain. 365 pp.

Lucas, M.C. (2000). The influence of environmental factors on movements of lowland-river fish in the Yorkshire Ouse system. *The Science of the Total Environment* **251/252**, 223-232.

Lucas, M.C. et Baras, E. (2000). Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* **1**, 283-316.

Lurz, P.W.W., Garson, P.J., and Wauters, L.A. (1997). Effects of temporal and spatial variation in habitat quality on red squirrel dispersal behaviour. *Animal Behaviour* **54**, 427-435.

Mather M.E. & Stein R.A. (1993) Using growth/mortality trade-offs to explore a crayfish species replacement in stream riffles and pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 88-96.

Momot, W.T. et Gowing, H. (1972). Differential seasonal migration of the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen), in marl lakes. *Ecology* **53**, 479-483.

Näslund, I., Milbrink, G., Eriksson, L.-O. et Holmgren, S. (1993). Importance of habitat productivity differences, competition and predation for the migratory behaviour of Arctic charr. *Oikos* **66**, 538-546.

Niemelä, E., Julkunen, M., Erkinaro, J. et Mäkinen, T.S. (2001). Seasonal variation in density of juvenile Atlantic salmon in fluvial shoreline habitats of a large subarctic river. *Journal of Fish Biology* **59**, 555-568.

Okubo, A. et Levin, S.A. (2002). *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer-Verlag, New York, USA. 448 pp.

- Ostrom, C.W., Jr. (1990). *Time Series Analysis Regression Techniques*. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-009. London: Sage. 95 pp.
- Rexstead, E. et Burnham, K. (1991). *User's Guide for Interactive Program CAPTURE*. Fort Collins: Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit. 30 pp.
- Rodríguez, M.A. (2002). Restricted movement in stream fish: the paradigm is incomplete not lost. *Ecology* **83**, 1-13.
- Schlosser, I.J. (1985). Flow regime, juvenile abundance, and the assemblage structure of stream fishes. *Ecology* **66**, 1484-1490.
- Schlosser, I.J. (1995). Dispersal, boundary processes, and trophic level interactions in streams adjacent to beaver ponds. *Ecology* **76**, 908-925.
- Schlosser, I.J., Johnson, J.D., Knotek, W.L. et Lapinska, M. (2000). Climate variability and size-structured interactions among juvenile fish along a lake-stream gradient. *Ecology* **81**, 1046-1057.
- Scott, W.B. et Crossman, E.J. (1974). *Poissons d'Eau Douce du Canada*. Ottawa, Environnement Canada, Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Bulletin 184, 1026 pp.
- Skalski, G.T. et Gilliam, J.F.(2000). Modeling diffusive spread in a heterogeneous population: a movement study with stream fish. *Ecology* **81**, 1685-1700.
- Somers, K.M. et Green, R.H. (1993). Seasonal patterns in trap catches of the crayfish *Cambarus bartoni* and *Orconectes virilis* in six south-central Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology* **71**, 1136-1145.
- Somers, K.M. et Stechey, D.P.M. (1986). Variable trappability of crayfish associated with bait type, water temperature and lunar phase. *American Midland Naturalist* **116**, 36-44.
- Steward, L. (1969). Criteria for the safeguarding fisheries, fish migration, and angling in rivers. *Proceedings of the Institute of Water Engineers* **23**, 39-62.

Thorpe, J.E., Morgan, R.I.G., Pretswell, D. et Higgins, P. J. (1988). Movement rhythms in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **33**, 931-940.

Trépanier, S., Rodríguez, M.A. et Magnan, P. (1996). Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modeling of river discharge and water temperature effects. *Journal of Fish Biology* **48**, 925-936.

Turchin, P. (1998). *Quantitative Analysis of Movement*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Usio N. & Townsend C.R. (2000) Distribution of the New Zealand crayfish *Paranephrops zealandicus* in relation to stream physico-chemistry, predatory fish, and invertebrate prey. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **34**, 557-567.

Wilbur, H.B. (1980). Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 67-93.

Winker, K., Rappole, J.H., and Ramos, M.A. (1995). The use of movement data as an assay of habitat quality. *Oecologia* **101**, 211-216.

**CHAPITRE 2 : SUMMER USE OF A SMALL STREAM BY FISH AND
CRAYFISH AND EXCHANGES WITH ADJACENT LENTIC
MACROHABITATS**

MOVEMENT DYNAMICS IN A SMALL STREAM

Summer use of a small stream by fish and crayfish and exchanges with adjacent lentic macrohabitats

CLAUDIA COSSETTE AND MARCO A. RODRÍGUEZ

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Québec, Canada

Correspondence: Marco A. Rodríguez, Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières, Québec, G9A 5H7, Canada. E-mail: marco_rodriguez@uqtr.ca

Keywords: *Ameiurus nebulosus*, *Cambarus bartonii*, environmental cues, movement dynamics, *Salvelinus fontinalis*

SUMMARY

1. Movements between a stream reach and two adjacent lentic macrohabitats were followed for two fish species, brook charr and brown bullhead, and the Appalachian crayfish over an 85-d period from early June to late August, and were analysed in relation to environmental cues and age by use of time-series regressions.

2. Brook charr showed strong net immigration to the stream reach for 0+ fish but net emigration for 1+ fish. Both immigration and emigration were positively related to water level and temperature; migratory responses to temperature were age-specific.

3. Brown bullhead used the stream primarily as a corridor for downstream migration from the beaver pond to the lake. Similar to brook charr, water level and temperature had a positive effect on movement and responses were stronger in younger individuals.

4. Crayfish emigrated from the stream during the summer. Movements were positively related to increases in water level and temperature, with responses of 1+ crayfish much stronger than those of $\geq 2+$ crayfish.

5. The results indicate that the stream tributary played different roles for brook charr (nursery), brown bullhead (dispersal corridor), and Appalachian crayfish (refuge), and suggest that variation in water level or temperature resulting from climatic change or local anthropogenic activities can modify connectivity between macrohabitats, particularly for younger individuals.

6. This study highlights three aspects of movement dynamics: interspecific differences, ontogenetic variation, and connectivity via corridor effects, that can have major implications for assessments of habitat requirements at local and landscape scales.

INTRODUCTION

Many aquatic vertebrates and invertebrates exhibit complex life cycles and use different and widely separated habitats at different stages of their life history (Northcote, 1978; Wilbur, 1980; Gherardi, Barbaresi & Villanelli, 1998). Stream-dwelling fish often migrate between macrohabitats, e.g., between stream and lake, or tributary and main river, presumably to enhance growth or reduce mortality (Hutchings, 1986; Näslund, 1990; Bembo *et al.*, 1993; Dempson, O'Connell & Shears, 1996; Erkinaro *et al.*, 1998). Small tributaries in river systems play different roles, such as nursery area, connecting corridor, or overwintering habitat, for a variety of aquatic organisms (Northcote, 1978; Schlosser, 1995), including invertebrates such as crayfish, which constitute a food source for many fish species (e.g., brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchell, and brown bullhead, *Ameiurus nebulosus* Lesueur: Crocker & Barr, 1968; Momot, Gowing & Jones, 1978; Dorn & Mittelbach, 1999). Use of different macrohabitats by both fish and crayfish can vary markedly seasonally as well as among age classes (Flint, 1977; Näslund, 1990; Erkinaro & Gibson, 1997; Niemelä *et al.* 2001).

Movements of stream-dwelling fishes and crayfish between macrohabitats may be triggered or impeded by environmental factors. For example, water level, temperature, and their interaction, can modify migratory responses in salmonid fishes (Jensen, Heggberget & Johnsen 1986; Trépanier, Rodríguez & Magnan, 1996), and movement of non-salmonid fishes can be stimulated experimentally by raising stream discharge (Schlosser, 1995). Crayfish movements and general activity increase with rising temperature (*Orconectes virilis* Hagen: Momot & Gowing, 1972; *O. virilis*, *Cambarus bartonii* Fabricius: Somers & Green, 1993; *Austropotamobius pallipes* Lereboullet: Gherardi *et al.*, 1998). Light intensity influences movement in species that are mobile at night, such as catfishes (Able, 1991), salmonids (Heggenes, 1988; Clapp, Clark & Diana, 1990), and crayfish (Harm & Berrill, 1985). Finally, the frequency of nighttime displacements in stream fish and crayfish declines with light intensity, e.g. at full moon, in individuals vulnerable to predation (Somers & Stechey, 1986; Thorpe *et al.*, 1988).

Movement between macrohabitats can strongly modify population structure, overall density, and persistence in the source and destination macrohabitats (Erkinaro & Gibson, 1997; Schlosser, 1995; Niemelä *et al.*, 2001). Seasonal and episodic migrations between macrohabitats, possibly influenced by environmental and age-specific variation, may thus have major repercussions on demographic and community structure at local and landscape levels. Understanding the determinants of such movements can be useful for protecting populations that depend on several macrohabitats or controlling the spread of unwanted species across macrohabitats. For example, in a lacustrine population strongly subsidized by reproduction and growth of juveniles in adjacent tributaries, population declines in the lake may result from habitat degradation in the tributaries, yet this problem may go undetected if assessment efforts are concentrated solely on the lake habitat.

This paper evaluates (1) summer movements of fish and crayfish among three different macrohabitats: a beaver pond, a stream reach, and a lake; (2) influence of environmental cues on migratory responses of fish and crayfish; and (3) age-specificity of migratory responses. Movements and environmental variables were measured daily because observations at a coarser temporal scale (weekly, monthly) may not allow for detection of environmental effects on migratory activity (Trépanier *et al.*, 1996).

METHODS

The study site was a short stream reach (length: 415 m) on Marchand Creek (45°45' N; 72°56' W) in the Mauricie National Park, Quebec, Canada (Fig. 2.1). The reach connects two lentic macrohabitats; a beaver pond (upstream; surface area < 1 ha) and Lake Edouard (downstream; surface area = 178 ha), and is separated from stream headwaters by a 2.5-km stretch along which are 10-15 beaver dams, some with active colonies. Habitat types in the study reach are mainly pools, glides, and riffles; the dominant substratum is cobble (64-256 mm). Mean slope is 3.9°. Over the summer, stream width (median and range, m) was 2.7 (1.6-3.8), maximum depth (cm) was 11 (7-22), current velocity ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) was 14 (2-21), and flow ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) was 0.024 (0.001-0.055). Six fish species and one crayfish species were found in the study reach: brook charr, brown bullhead, creek chub (*Semotilus atromaculatus*

Mitchill), finescale dace (*Phoxinus neogaeus* Cope), pearl dace (*Margariscus margarita* Cope), redbelly dace (*P. eos* Cope), and the Appalachian crayfish. These six species, as well as brook stickleback *Culaea inconstans* Kirtland, lake trout *Salvelinus namaycush* Walbaum, rainbow smelt *Osmerus mordax mordax* Mitchill, and redbfin shiner *Lythrurus umbratilis* Girard, are found in Lake Edouard.

Fish and crayfish were sampled by electrofishing in the stream reach on 7 and 29 June, 21 July, 10 and 30 August, and 19 September 2001. The reach was divided into 21 adjacent sections, each approximately 20 m in length. Stream sections were individually closed with modified seine nets (mesh size: 6 mm); fishing was then done in an upstream direction (3-5 passes; Smith-Root 15-C backpack shocker). For each species, abundance was estimated by use of the removal method in program CAPTURE (Rexstead & Burnham, 1991). Two-way traps (fyke-like nets; wing length: 2.6 m; funnel length: 3.66 m; mesh size: 6 mm) were used to examine the effects of environmental cues and age class (determined from length-frequency histograms) on summer movements of individuals between the stream reach and the beaver pond or the lake (Fig. 1). Traps were checked daily around 0800 over an 85-d period, from early June to late August 2001. Fish and crayfish captured in the traps were measured (fish: L_F ; crayfish: L_T ; nearest mm) and weighed (nearest 0.1 g). Fish (>55 mm L_F) and crayfish (>35 mm L_T ; tip of tail to tip of rostrum) were marked by injection of visual implant elastomer (VIE tag; Northwest Marine Technology), in the caudal fin membrane for fish and the telson for crayfish. An allometric index of condition (K_n) was calculated for each fish and crayfish as the ratio between observed mass and the length-specific mass predicted by a mass-length regression.

Four environmental variables were measured daily: water level (W; fixed gauge staff), maximum water temperature (T; Vemco thermographs), photoperiod length (P: U.S. Naval Observatory sunrise-sunset table), and an index of lunar luminosity (L), estimated as a function of lunar phase by means of the following equation:

$$\text{Lunar luminosity} = \cos\left(2 \cdot \pi \cdot \frac{Nd}{29.53}\right)$$

where Nd is the number of days elapsed since the full moon and 29.53 is the length of a complete lunar cycle, in days. Four derived variables were calculated from daily captures in the two-way traps, i.e. upstream immigrants (U_i), upstream emigrants (U_o), downstream emigrants (D_o), and downstream immigrants (D_i) (Fig. 1), as follows:

$$\begin{aligned}\text{Reach-specific immigration (IMMI)} &= U_i + D_i \\ \text{Reach-specific emigration (EMI)} &= U_o + D_o \\ \text{Upstream site balance (UBal)} &= U_i - U_o \\ \text{Downstream site balance (DBal)} &= D_i - D_o\end{aligned}$$

As well, cumulative values over time were calculated for UBal, DBal, IMMI, and EMI, and for the reach-specific balance IMMI - EMI.

For the three most abundant species, migratory responses (the dependent variable, Y) were examined in relation to environmental variables and age class (A), by use of a multiple regression model of the form:

$$\begin{aligned}Y = & b_0 + b_1 \cdot A + b_2 \cdot W + b_3 \cdot T + b_4 \cdot P + b_5 \cdot L + b_6 \cdot W \cdot T + \\ & + b_7 \cdot A \cdot W + b_8 \cdot A \cdot T + b_9 \cdot A \cdot P + b_{10} \cdot A \cdot L + b_{11} \cdot A \cdot W \cdot T\end{aligned}$$

Independent variables were centred prior to analyses to avoid non-essential collinearity in the interaction terms. Parameter estimates for the models were obtained by generalized least squares (S-Plus program, version 6.1) with first-order autocorrelation AR(1) in the error term, to account for serial dependence of data collected on consecutive days. Regression coefficients b_1 to b_{11} were tested for statistical significance against a Bonferroni-adjusted P -value of 0.0045 (0.05/11). ANCOVA was used to determine whether emigrants (individuals captured moving out of the stream reach through the two-way traps) and residents (individuals captured by electrofishing in the stream reach) differed in body size or condition. ANCOVA models had body length or condition as the dependent variable, a categorical variable distinguishing resident fish from those emigrating at the upstream or downstream ends of the reach as main factor, and time elapsed since the onset of the study (on 7 June) as a covariable. ANCOVAs were done by age class to

allow for differences in response between age classes. A post-hoc test, Tukey's HSD, was used to assess pairwise differences between emigrants and residents.

RESULTS

Movement patterns differed markedly between species and age classes. Exchanges between macrohabitats were examined separately for the three species captured most frequently in two-way traps: brook charr (age classes 0+ and 1+), brown bullhead (age classes 1+ and $\geq 2+$), and Appalachian crayfish (age classes 1+ and $\geq 2+$) (Table 2.1).

Brook charr

Cumulative balances revealed distinct age-dependent patterns of movement between macrohabitats for brook charr over the study period. There was strong net immigration into the stream reach for 0+ charr during the summer but net emigration for 1+ charr (Fig. 2., bottom panels). Gains for 0+ charr came mostly from upstream movements of fish from the lake, whereas losses for 1+ charr arose from movement both towards the beaver pond and the lake (Fig. 2.2; middle panels). Less than 4% of brook charr captured in the stream reach were in age classes $\geq 2+$, even though charr in these age classes (maximum $L_F=432$ mm) are common in Lake Edouard. Turnover within the reach, as measured by the ratio of immigration or emigration (Fig. 2.2, top panels) to instream abundance (Fig. 2.2, bottom panels), was high for both 0+ and 1+ charr. Changes in the abundance of 1+ charr within the reach, as determined by electrofishing, closely tracked those in the cumulative migratory balance (Fig. 2.2, bottom panels). In contrast, instream abundance of 0+ charr showed a deficit relative to the migratory balance (Fig. 2.2, bottom panels).

The relationship between migratory status and body size (L_F) differed between 0+ and 1+ charr. No effect of migratory status on body size was apparent in 0+ charr (Tukey's HSD test, $P>0.05$), but residents were significantly smaller (L_F mean \pm S.E., 106.0 ± 0.7 mm) than charr emigrating towards the lake (L_F , 114.2 ± 1.7 mm) in 1+ charr (Tukey's HSD test, $P<0.001$). Body condition (K_n) did not depend on migratory status in 0+ charr (Tukey's HSD test, $P>0.05$). However, body condition

was related to migratory status in 1+ charr; specifically, residents had higher values of condition (K_n mean \pm S.E., 1.07 ± 0.01) than charr emigrating towards the lake (K_n , 1.00 ± 0.02) or the beaver pond (K_n , 0.94 ± 0.01) (Tukey's HSD test, $P < 0.001$).

The significant interaction terms involving age in time-series regressions indicate that environmental effects on movement were age-specific (Table 2.2). In particular, significant triple interactions (A·W·T) in the models for immigration and upstream site balance show that movement responses depended simultaneously on water level, temperature, and age class. The effect of triple interactions is difficult to understand by simple inspection of multiple regression coefficients, but graphical analysis facilitates the interpretation: for 0+ charr, immigration into the stream reach (Fig. 2.3a), in particular from the beaver pond (Fig. 2.3b), was positively influenced by joint increases in water level and temperature. In contrast, movement responses of 1+ charr were less influenced by water level and temperature, as revealed by small changes in number of individuals moving daily (less than two, compared with nearly six for 0+ charr); also, immigration from the beaver pond was more strongly influenced by water temperature than in 0+ charr (Fig. 2.3b). Emigration from the stream reach was positively influenced by increase in temperature for both age classes (Table 2.2). Photoperiod and lunar luminosity had little influence on movement between habitats, as shown by their regression coefficients (significant only for the age by photoperiod interaction) and the magnitude of their effects on the number of fish captured in traps.

Brown bullhead

Movements of 1+ and $\geq 2+$ bullhead into the stream reach from the beaver pond (positive upstream site balance; Fig. 2.4, middle panels) were matched closely by movements from the stream reach towards the lake (negative downstream site balance; Fig. 4, middle panels), yielding net downstream movement with only minor change of abundance in the reach. The mean size (L_F , mm) of $\geq 2+$ bullhead in the stream was 177.0 (range=159-197); for comparison, maximum recorded L_F for brown bullhead in Lake Edouard is 245. For 1+ bullhead, virtually all immigration was from the beaver pond, and virtually all emigration was towards the lake. The rate

of movement through the stream reach (Fig. 2.4, top and middle panels) was high relative to abundance in the reach (Fig. 2.4, bottom panels), leading to strong turnover. Residence time in the reach (median and range), based on dates of entry and exit of marked individuals, was 16 (1-39) for 1+ bullhead and 11 (1-48) for age \geq 2+ bullhead. Change in abundance in the reach tracked change in the reach-specific balance after correction for individuals that died in traps (Fig. 2.4, bottom panels). Only five 0+ bullhead were captured, all in traps indicating downstream movement (upstream site: 4 individuals; downstream site: 1 individual) (Fig. 2.4, bottom panels; Table 2.1).

There were no significant differences in body size (L_F) or condition (K_n) between residents and either category of emigrant (ANCOVA, $P > 0.05$).

Similar to brook charr, water level and temperature had an interactive, age-specific effect on movement, and responses were stronger in younger individuals (age class 1+, Fig. 2.5). Emigration from the stream reach, primarily towards the lake, was positively influenced by joint increases in water level and temperature, especially for 1+ bullhead (Fig. 2.5, Table 2.2). Immigration into the reach, mostly from the beaver pond, was influenced mostly by water level, with no detectable effect of temperature (Table 2.2). Photoperiod length and lunar luminosity appeared to have age-specific influence on emigration (Table 2.2), although these effects were smaller than those of water level and temperature, as determined by the range of responses (Fig. 2.6).

Appalachian crayfish

For 1+ and \geq 2+ crayfish, the migratory balance was negative (Fig. 2.7, top panels) and therefore abundance in the reach declined over the summer (Fig. 2.7, bottom panels), primarily as a consequence of emigration towards the lake (Fig. 2.7, middle panels). Crayfish in the 0+ age class were often captured by electrofishing in the stream reach (Fig. 2.7, bottom panels) but were rarely captured in the traps (Table 2.1). Changes in the abundance of crayfish within the reach, as determined by

electrofishing, closely tracked those in the cumulative migratory balance for 1+ and $\geq 2+$ crayfish, but not for 0+ crayfish (Fig. 2.7, bottom panels).

The relationship between migratory status on body size (L_T) differed between 1+ and 2+ crayfish. Among 1+ crayfish, residents were slightly but significantly smaller (L_T mean \pm S.E., 44.9 ± 0.2 mm) than crayfish emigrating towards the lake (L_T , 48.9 ± 0.5 mm) (Tukey's HSD test, $P < 0.001$) or the beaver pond (L_T , 46.8 ± 0.7 mm) (Tukey's HSD test, $P = 0.007$). No effect of migratory status on body size was apparent in $\geq 2+$ crayfish (Tukey's HSD test, $P > 0.05$). Body condition (K_n) depended on migratory status for both 1+ and 2+ crayfish (Tukey's HSD test, $P > 0.05$). For 1+ crayfish, residents had lower values of condition (K_n mean \pm S.E., 0.96 ± 0.01) than crayfish emigrating towards the lake (K_n , 1.22 ± 0.02) or the beaver pond (K_n , 1.08 ± 0.02) (Tukey's HSD test, $P < 0.001$). Among 2+ crayfish, residents also had lower condition (K_n mean \pm S.E., 0.90 ± 0.04) than crayfish emigrating towards the lake (K_n , 1.11 ± 0.04) (Tukey's HSD test, $P < 0.001$) or the beaver pond (K_n , 1.08 ± 0.03) (Tukey's HSD test, $P = 0.007$).

Environmental influence on crayfish movements was age-specific, as shown by significant interactions of age with water level, temperature, and photoperiod (Table 2.2). Crayfish movements were positively related to increases in water level and temperature, with responses of 1+ crayfish much stronger than those of $\geq 2+$ crayfish (Fig. 2.8a-c). Emigration, which was numerically more important than immigration (Fig. 2.7, top and bottom panels), increased at higher temperatures (Fig. 2.8b), whereas immigration was influenced by water level, temperature, and photoperiod length (Fig. 2.8a, c, d; Table 2.2). Photoperiod length had an age-specific effect on immigration (Table 2.2); 1+ crayfish showed a stronger movement response than $\geq 2+$ crayfish. However, responses of 1+ and $\geq 2+$ crayfish to photoperiod length were weaker than those to water level and temperature (Fig. 2.8d).

DISCUSSION

Brook charr

The net immigration of 0+ charr into the stream reach and net emigration of 1+ charr towards Lake Edouard and the beaver pond drove substantial changes in the instream abundance and demographic structure of brook charr during the summer. Age-dependent migration and the low number of $\geq 2+$ charr captured in the stream jointly indicate that brook charr use the stream as nursery habitat during their first year of life and then leave during their second year of life to occupy lentic habitats. For 1+ charr, the similarity in dynamics of instream abundance and cumulative migratory balance in traps is evidence that summer abundance in the reach was controlled mainly by exchanges with upstream and downstream macrohabitats, with little influence of instream mortality. This contrasts with the observed deficit in instream abundance relative to the migratory balance in 0+ charr, which probably arose from instream mortality or reduced fishing efficacy for small fish at low flow in late summer. Ontogenetic differences in habitat use, such as use of tributaries as nursery areas for the youngest age classes, are common in stream salmonids (Bembo *et al.*, 1993; Curry *et al.*, 1993; Erkinaro, 1995; Erkinaro *et al.*, 1997). Potential advantages accruing to brook charr using the stream reach as nursery habitat are (1) increased growth rate relative to other macrohabitats, and (2) better survival, because predation and interspecific competition are probably lower in tributaries than in lentic habitats (Curry *et al.*, 1993; Erkinaro & Gibson, 1997). Specifically, survival of young brook charr may be lower in Lake Edouard than in the stream because more potential competitors and predators (piscivorous lake and brook charr) are found in lake. Movement from lake to stream habitat by age-0 largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacépède) appears to occur in response to predation risk and density-dependent competition for resources with other juvenile fishes (Schlosser *et al.* 2000).

Although for 0+ charr there was no significant difference in body size or condition between residents and emigrants, for 1+ charr emigration from the stream reach towards lentic habitats was more likely in individuals with greater length and lower condition. Life-history theory predicts that an individual's decision to migrate

is adaptive and is made on the basis of comparisons between its current physiological status, or rate of change in status, and genetically-determined thresholds (Thorpe *et al.* 1998). It remains unclear, though, which aspects of status (e.g., length, mass, lipid content, gonadal development, recent growth, or others) are used, singly or combined, in such comparisons. Many studies indicate that in salmonids the fastest growing individuals are more likely to shift to a better habitat because they will experience growth limitations sooner in the source habitat (Jonsson, 1985; Huntingford *et al.*, 1992; Erkinaro & Niemelä, 1995; Erkinaro *et al.*, 1998; Halvorsen & Svenning 2000). The results of the present study are consistent with the notion that for 1+ brook charr, the age class showing net emigration from the stream reach, the individuals with fastest growth (greater length than residents) were moving towards lentic habitats as a consequence of food limitation in the stream (lower condition than residents).

Water level and temperature jointly influenced movement behaviour of brook charr in age-specific fashion. Water level, temperature, or both, also have been shown to have clear effects on upstream (adults) and downstream (smolts) migrations in Atlantic salmon (Jonsson & Ruud-Hanssen, 1985; Jensen *et al.*, 1986; Trépanier *et al.*, 1996). In the present study, the bulk of charr movements occurred before water level reached very low levels in August, presumably because mobility of fish between macrohabitats depended on physical barriers, imposed by low water flow, that curtailed the passage of migrants (*cf.* Schlosser, 1995). Because swimming performance is linked to temperature and body size, the interaction between water level, temperature, and age, may result from size-dependent physiological constraints. For example, migration during an spate may only be possible within a size-dependent range of temperatures that allow swimming performance to exceed some threshold. The finding that 0+ charr generally had stronger movement responses to environmental cues than 1+ charr is consistent with Schlosser's (1985) suggestion that in stream fish physical factors have stronger effects on the abundance of younger age classes than on that of older age classes.

Brown bullhead

Brown bullhead in age classes 1+ and $\geq 2+$ used the stream during the summer primarily as a “corridor” for rapid downstream migration from the beaver pond, or habitats further upstream, to the lake. Beaver ponds upstream of the study reach probably are reproductive grounds for brown bullhead, which usually spawn on sand and mud substrata in slow-flow, warm environments (Scott & Crossman, 1990). Other studies have shown that in brown bullhead (Keast & Fox, 1990) and black bullhead (*Ameiurus melas* Rafinesque) (Schlosser, 1995), 0+ individuals are well represented in beaver ponds and disperse through the stream channel less frequently than older fish.

Downstream dispersal seems to be the main process determining summer abundance of brown bullhead in the study reach. However, if the number of bullhead emigrating from Marchand Creek (<50 individuals over the summer) is representative of other tributaries, dispersal from tributaries towards the lake may not have a strong impact on the density and age structure of brown bullhead in Lake Edouard. Nevertheless, even moderate dispersal linking populations in different tributaries may favour the maintenance of genetic diversity at the metapopulation level.

Rapid dispersal between pond and lake habitats is consistent with the observed similarity in body size or condition between “resident” and emigrant bullhead, because residence times for both groups probably were comparable and too short for any detectable differences to develop.

The main environmental stimulus for movement from the beaver pond to the stream was increase in water level. Similar to this result, emigration of black bullhead from a beaver pond was increased by raising stream discharge in a controlled experiment (Schlosser, 1995). Movement of brown bullhead from the stream toward the lake was stimulated by joint increase in water level and temperature. The presence of a temperature effect at the downstream site, but not the upstream site, may be explained by the fact that temperature is higher and more

stable in the pond than in the stream, where temperature declines as a consequence of shading.

Appalachian crayfish

Abundance of all age classes of crayfish declined over the summer in the study reach, but the mechanisms of decline likely differ among age classes. Streams provide crayfish with food in the form of pockets of detritus, and also with structural features (coarse substrata, woody debris, variation in depth) that are used for refuge against predation (Usio & Townsend 2000). Use of different stream habitats by crayfish is sensitive to size-dependent risks of predation by fish and terrestrial predators, and may reflect trade-offs between growth and mortality from these two sources (Mather & Stein, 1993; Englund 1999; Englund & Krupa 2000). In the present study, the decline in 0+ crayfish over the summer probably resulted mostly from instream mortality, because their size distribution (L_T mean, 22 mm; range, 7-34 mm) suggests that they were vulnerable to predation throughout the study period. An elegant experimental study showed that small *Cambarus* and *Orconectes* (L_T range, 25-30 mm) were vulnerable to predation both in shallow and deep habitats, by terrestrial predators in the former and fish predators in the latter (Englund & Krupa 2000). Larger crayfish (50-75 mm), however, found refuge from terrestrial predators in deeper habitats and were too large to be consumed by fish. In contrast with 0+ crayfish in the present study, the size of crayfish in the 1+ (L_T mean, 46 mm; range, 29-65 mm) and $\geq 2+$ (64 mm; 59-79 mm) classes may have allowed them to escape in size from predation by fish while avoiding terrestrial predators by seeking refuge in deeper pockets of water. Water level declined on average by $\approx 2.5\% \cdot d^{-1}$ over the study period; therefore, reduction in the availability of such refugia in the stream may have induced 1+ and $\geq 2+$ crayfish to emigrate. However, for 1+ crayfish this overall trend towards emigration might have been countered by episodes of immigration associated with rising water levels (see below).

Emigrant crayfish tended to be larger (1+ age class), and have better condition (1+ and $\geq 2+$ age classes) than residents, suggesting that, in addition to seasonal availability of refuge, the decision by crayfish to leave the stream for lentic

habitats may depend on current status, possibly in relation to a set threshold, as proposed above for brook charr.

Environmental effects on crayfish movement were strongest for water level and temperature, and responses were strongest for the younger age class (1+), similar to findings for brook charr and brown bullhead. However, cumulative movement patterns were qualitatively alike for 1+ and $\geq 2+$ crayfish, with emigration predominating in both age classes. Stimulation of both immigration and emigration by increase in temperature is consistent with studies showing that activity in crayfish increases as temperature rises (*C. bartoni* and *O. virilis*: Somers & Stechey, 1986; Somers & Green, 1993; *P. clarkii*: Gherardi, Barbaresi & Salvi, 2000). Immigration of crayfish to the stream also increased at high water levels, possibly because deeper water pockets serving as refugia were most available then.

Conclusions

The results paint a highly dynamic and fluid picture of population dynamics for the three study species over the summer, and indicate that a single macrohabitat, the stream tributary, played different roles for brook charr (nursery), brown bullhead (dispersal corridor), and Appalachian crayfish (refuge). Macrohabitat use during the summer was strongly species- and age-specific, as were movement responses to environmental variation. A corollary of this finding is that instantaneous “snapshots” of local abundance may be of limited use for conservation of species that use different macrohabitats over their life cycle; improved understanding of macrohabitat shifts and their determinants will contribute to more effective management of these species. For the three species in this study, increases in water level, temperature, or a combination of the two, generally favoured movement between macrohabitats, and movement responses to environmental influences were stronger in younger individuals. Consequently, variation in water level or temperature resulting from climatic change or local anthropogenic activities may modify connectivity between macrohabitats, more strongly so for younger individuals. This study highlights three aspects of movement dynamics: interspecific differences, ontogenetic variation, and connectivity via corridor effects, that can have major implications for assessments of habitat requirements at local and landscape scales.

ACKNOWLEDGEMENTS

S. Gayouette and J. Harnois provided skilled assistance in the field, and M. Plante (La Mauricie National Park, Canada Park) gave unfailing and generous support throughout. Financial support from the Natural Sciences Research Council of Canada and le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) is gratefully acknowledged.

REFERENCES

- Able K.P. (1991) Common themes and variations in animal orientation systems. *American Zoologist*, **31**, 157-167.
- Bembo D.G., Beverton R.J.H., Weightman A.J. & Cresswell R.C. (1993) Distribution, growth and movement of River Usk brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Fish Biology*, **43** (Supp. A), 45-52.
- Clapp D.F., Clark R.D., Jr. & Diana J.S. (1990) Range, activity, and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**, 1022-1034.
- Crocker D.W. & Barr D.W. (1968) *Handbook of the crayfishes of Ontario*. University of Toronto Press, Toronto.
- Curry R.A., Allen S., Fox M.G., & Morgan G.E. (1993) Growth and food of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in lake and creek environments. *Environmental Biology of Fishes*, **37**, 131-138.
- Dempson J.B., O'Connell M.F. & Shears M. (1996) Relative production of Atlantic salmon from fluvial and lacustrine habitats estimated from analyses of scale characteristics. *Journal of Fish Biology*, **48**, 329-341.
- Dorn N.J. & Mittelbach G.G. (1999) More than predator and prey: a review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu*, **49**, 229-237.

Englund G. (1999) Effects of fish on the local abundance of crayfish in stream pools. *Oikos*, **87**, 48-56.

Englund G. & Krupa J.J. (2000) Habitat use by crayfish in stream pools: influence of predators, depth and body size. *Freshwater Biology*, **43**, 75-83.

Erkinaro J. (1995) The age structure and distribution of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., in small tributaries and main stems of the subarctic River Teno, northern Finland. *Ecology of Freshwater Fish*, **4**, 53-61.

Erkinaro J. & Gibson R.J. (1997) Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada. *Journal of Fish Biology*, **51**, 373-388.

Erkinaro J. & Niemelä E. (1995) Growth differences between the Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, of nursery brooks and natal rivers in the River Teno watercourse in northern Finland. *Environmental Biology of Fishes*, **42**, 277-287.

Erkinaro J., Dempson J.B., Julkunen M. & Niemelä E. (1997) Importance of ontogenetic habitat shifts to juvenile output and life history of Atlantic salmon in a large subarctic river; an approach based on analysis of scale characteristics. *Journal of Fish Biology*, **51**, 1174-1185.

Erkinaro J., Niemelä E., Saari A., Shustov Y. & Jørgensen L. (1998) Timing of habitat shift by Atlantic salmon parr from fluvial to lacustrine habitat: analysis of age distribution, growth, and scale characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 2266-2273.

Flint R.W. (1977) Seasonal activity, migration and distribution of the crayfish *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Tahoe. *The American Midland Naturalist*, **97**, 280-292.

Gherardi F., Barbaresi S. & Villanelli F. (1998) Movement patterns of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*, in a Tuscan stream. *Journal of Freshwater Ecology*, **13**, 413-424.

Gherardi F., Barbaresi S. & Salvi G. (2000) Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. *Aquatic Sciences*, **62**, 179-193.

Gherardi F. (2002) Behavior. In: *Biology of freshwater crayfish* (Ed D.M. Holdich), pp. 258-290. Blackwell Science, London.

Halvorsen M. & Svenning M.-A. (2000) Growth and Atlantic salmon parr in fluvial and lacustrine habitats. *Journal of Fish Biology*, **57**, 145-160.

Harm P. & Berrill M. (1985) The life histories of north-temperate populations of the crayfish *Cambarus robustus* and *Cambarus bartoni*. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 2313-2322.

Heggenes J. (1988) Effects of short-term flow fluctuations on displacement of, and habitat use by, brown trout in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **117**, 336-344.

Huntingford F.A., Thorpe J.E., Garcia de Leñiz C. & Hay W. 1992. Patterns of growth and smolting in autumn migrants from a Scottish population of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, **41** (suppl. B), 43-51.

Hutchings J.A. (1986) Lakeward migrations by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**, 732-741.

Jensen A.J., Heggberget T.G. & Johnsen B.O. (1986) Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, northern Norway. *Journal of Fish Biology*, **29**, 459-465.

Jonsson B. (1985) Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**, 182-194.

Jonsson B. & Ruud-Hansen J. (1985) Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 593-595.

Keast A. & Fox M.G. (1990) Fish community structure, spatial distribution and feeding ecology in a beaver pond. *Environmental Biology of Fishes*, **27**, 201-214.

Mather M.E. & Stein R.A. (1993) Using growth/mortality trade-offs to explore a crayfish species replacement in stream riffles and pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 88-96.

Momot W.T. & Gowing H. (1972) Differential seasonal migration of the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen), in marl lakes. *Ecology*, **53**, 479-483.

Momot W.T., Gowing H. & Jones P.D. (1978) The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *American Midland Naturalist*, **99**, 10-35.

Näslund I. (1990) The development of regular seasonal habitat shifts in a landlocked Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., population. *Journal of Fish Biology*, **36**, 401-414.

Niemelä E., Julkunen M., Erkinaro J. & Mäkinen T.S. (2001) Seasonal variation in density of juvenile Atlantic salmon in fluvial shoreline habitats of a large subarctic river. *Journal of Fish Biology*, **59**, 555-568.

Northcote T.G. (1978) Migratory strategies and production in freshwater fishes, pp. 326-359. In: *Ecology of freshwater fish production* (Ed S.D. Gerking). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Rexstead E. & Burnham K. (1991) *User's guide for interactive program CAPTURE*. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Fort Collins, CO.

Schlosser I.J. (1985) Flow regime, juvenile abundance, and the assemblage structure of stream fishes. *Ecology*, **66**, 1484-1490.

Schlosser I.J. (1995) Dispersal, boundary processes, and trophic level interactions in streams adjacent to beaver ponds. *Ecology*, **76**, 908-925.

Schlosser I.J., Johnson J.D., Knotek W.L. & Lapinska M. (2000) Climate variability and size-structured interactions among juvenile fish along a lake-stream gradient. *Ecology*, **81**, 1046-1057.

Scott W.B. & Crossman E.J. (1990) Freshwater fishes of Canada. *Bulletin – Fisheries Research Board of Canada*, Ottawa.

Somers K.M. & Green R.H. (1993) Seasonal patterns in trap catches of the crayfish *Cambarus bartoni* and *Orconectes virilis* in six south-central Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology*, **71**, 1136-1145.

Somers K.M. & Stechey D.P.M. (1986) Variable trappability of crayfish associated with bait type, water temperature and lunar phase. *American Midland Naturalist*, **116**, 36-44.

Thorpe J.E., Morgan R.I.G., Pretswell D. & Higgins P.J. (1988) Movement rhythms in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, **33**, 931-940.

Thorpe J.E., Mangel M., Metcalfe N.B. & Huntingford F.A. (1998) Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology*, **12**, 581-599.

Trépanier S., Rodríguez M.A. & Magnan P. (1996) Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. *Journal of Fish Biology*, **48**, 925-936.

Usio N. & Townsend C.R. (2000) Distribution of the New Zealand crayfish *Paranephrops zealandicus* in relation to stream physico-chemistry, predatory fish, and invertebrate prey. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **34**, 557-567.

Wilbur H.B. (1980) Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 67-93.

Table 2.1. Number of captures in two-way traps, by species and age class

Species	Age class			Total
	0+	1+	≥ 2+	
Brook charr	142	98	10	250
Brown bullhead	5	86	29	120
Creek chub	56	6	1	65
Pearl dace	41	3		44
Redbelly dace	31			31
Finescale dace	16			16
Appalachian crayfish	8	387	85	480

Table 2.2. Coefficients of time-series regression models relating the dependent variables immigration (IMMI), emigration (EMI), downstream site balance (DBal), and upstream site balance (UBal), to age and the environmental variables, by species. The first-order temporal autocorrelation, AR(1), and coefficient of determination, R^2 , are also given for each model. Bold characters indicate that coefficients were statistically significant at the Bonferroni-adjusted P -value

Model term	Brook charr				Brown bullhead				Appalachian crayfish			
	IMMI	EMI	UBal	DBal	IMMI	EMI	UBal	DBal	IMMI	EMI	UBal	DBal
Constant	0.629	0.595	-0.118	0.170	0.403	0.260	0.361	-0.200	0.756	1.937	-0.110	-1.057
Age (A)	-0.245	0.255	-0.177	-0.312	-0.194	-0.060	-0.244	0.110	-0.477	-1.205	0.072	0.659
Water level (W)	0.046	0.017	0.031	-0.004	0.063	0.031	0.056	-0.032	0.036	-0.013	0.067	-0.015
Max. water temp. (T)	0.185	0.187	0.065	-0.079	-0.037	0.007	-0.064	0.020	0.235	0.578	-0.178	-0.167
Photoperiod length (P)	0.004	0.001	-0.005	0.008	-0.001	-0.000	-0.001	0.002	-0.004	0.003	-0.013	0.006
Lunar luminosity (L)	0.235	-0.039	0.195	0.016	-0.322	-0.066	-0.352	0.014	0.087	-0.180	0.038	0.221
W · T	0.030	0.006	0.018	0.003	0.005	0.009	0.001	-0.008	0.014	-0.007	0.008	0.011
A · W	-0.031	-0.006	-0.030	0.004	-0.027	-0.043	-0.026	0.042	-0.035	-0.020	-0.055	0.041
A · T	-0.244	-0.055	-0.141	-0.053	0.014	-0.073	-0.002	0.092	-0.185	-0.452	0.162	0.105
A · P	0.001	0.007	-0.001	-0.005	0.002	0.005	0.001	-0.004	0.008	0.010	0.009	-0.011
A · L	-0.221	-0.159	-0.160	0.068	0.140	-0.335	0.203	0.279	-0.217	-0.132	-0.205	0.123
A · W · T	-0.032	-0.008	-0.021	-0.004	0.001	-0.020	-0.000	0.021	-0.016	-0.013	-0.013	0.010
AR(1)	-0.024	0.081	0.139	0.098	0.518	0.142	0.447	0.172	0.114	0.215	0.205	0.230
R^2	0.42	0.24	0.29	0.17	0.23	0.33	0.35	0.22	0.34	0.32	0.19	0.16

FIGURE CAPTIONS

Figure 2.1. Schema of the study site in the Mauricie National Park, Quebec. Captured individuals were tallied daily in four traps: “upstream-in” (Ui), “upstream-out” (Uo), “downstream-out” (Do), and “downstream-in” (Di).

Figure 2.2. Cumulative movements of brook charr (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—), after exclusion of individuals that died in the traps (---). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance.

Figure 2.3. Contour plots illustrating interactive effects of water level, maximum water temperature, and age, on brook charr movements. a: reach-specific immigration, IMMI; b: upstream site balance, UBal. Contour lines were estimated by time-series regression; units are numbers·d⁻¹. Dots represent daily observations of water level and maximum water temperature.

Figure 2.4. Cumulative movement of brown bullhead (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—), after exclusion of individuals that died in the traps (---). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance.

Figure 2.5. Contour plots illustrating interactive effects of water level, maximum water temperature, and age, on brown bullhead movements. a: reach-specific emigration, EMI; b: downstream site balance, DBal. Contour lines were estimated by time-series regression; units are numbers·d⁻¹. Dots represent daily observations of water level and maximum water temperature.

Figure 2.6. Model estimates of movement responses of age classes 1+ (—) and ≥ 2+ (---) brown bullhead to water level (a: reach-specific immigration, IMMI; b: upstream site balance, UBal), photoperiod length (c: reach-specific emigration, EMI), and lunar luminosity (d: reach-specific emigration).

Figure 2.7. Cumulative movement of Appalachian crayfish (numbers), by age class. Top panels: Cumulative reach-specific immigration (—) and emigration (---). Middle panels: Cumulative site-specific balance (immigration - emigration) at the upstream (---) and downstream (—) sites. Bottom panels: Cumulative reach-specific balance (immigration - emigration) (—). Dots represent electrofishing estimates of abundance in the stream reach, on the same scale as the cumulative balance.

Figure 2.8. Model estimates of movement responses of age classes 1+ (—) and ≥2+ (---) Appalachian crayfish to water temperature (a: reach-specific immigration, IMMI; b: downstream site balance, DBal), water level (c: reach-specific immigration), and photoperiod length (d: reach-specific immigration).

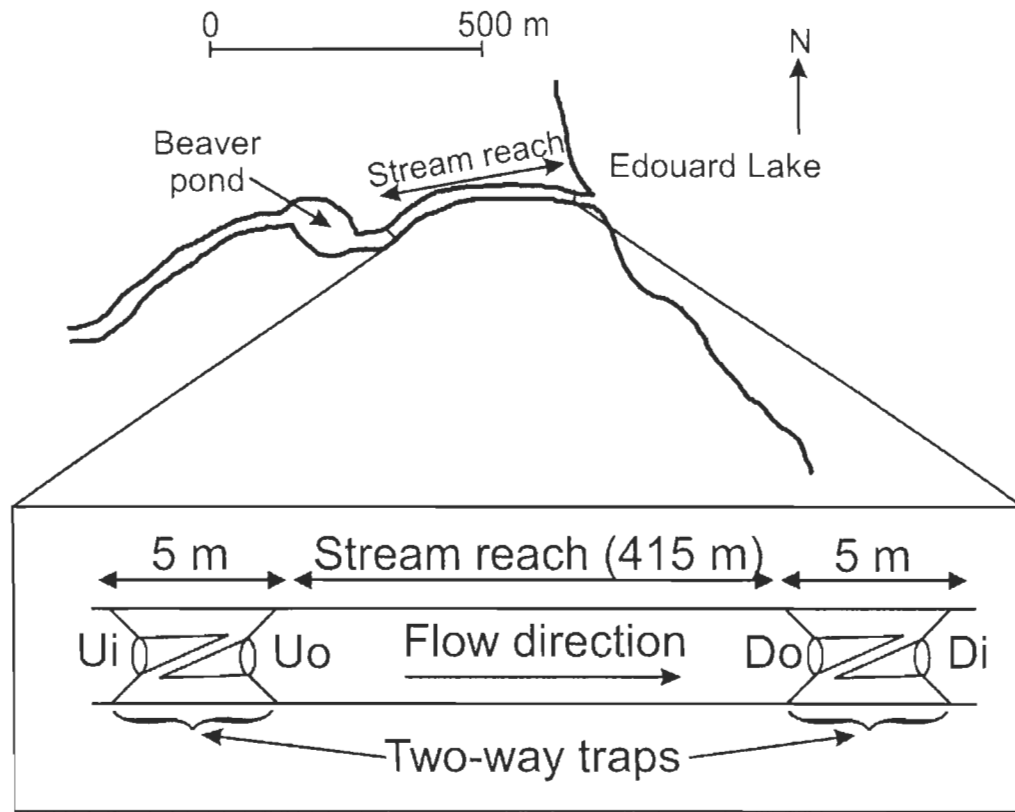


Figure 2.1. Cossette & Rodríguez

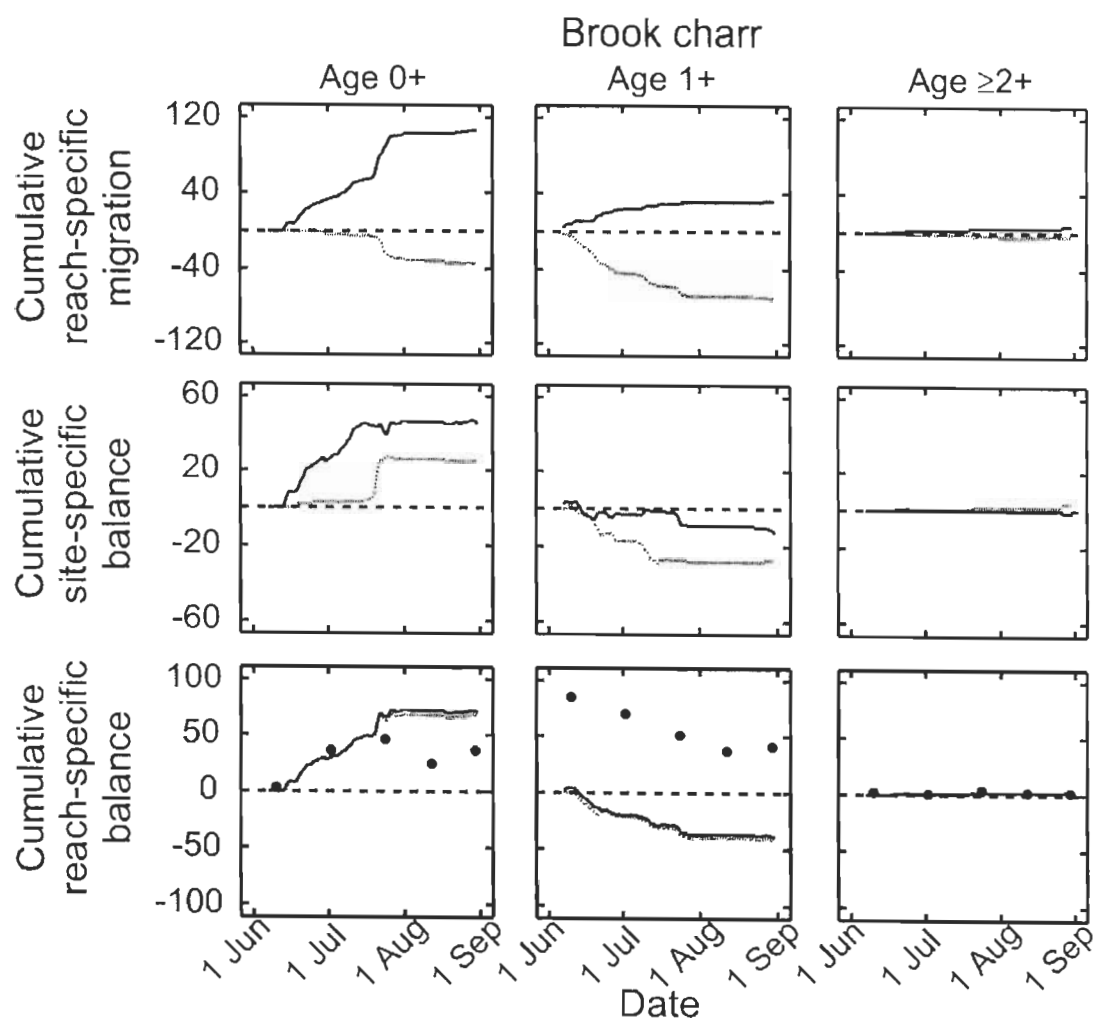


Figure 2.2. Cossette & Rodríguez

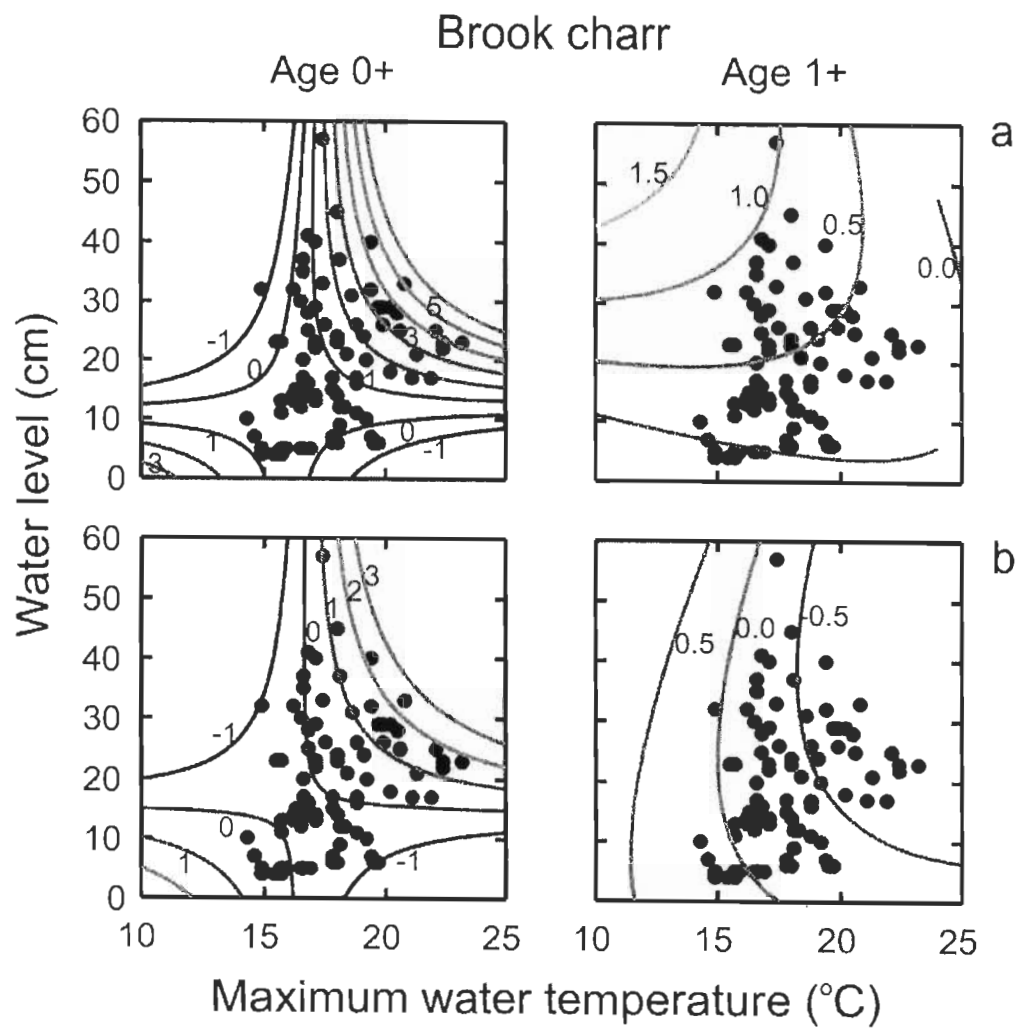


Figure 2.3. Cossette & Rodríguez

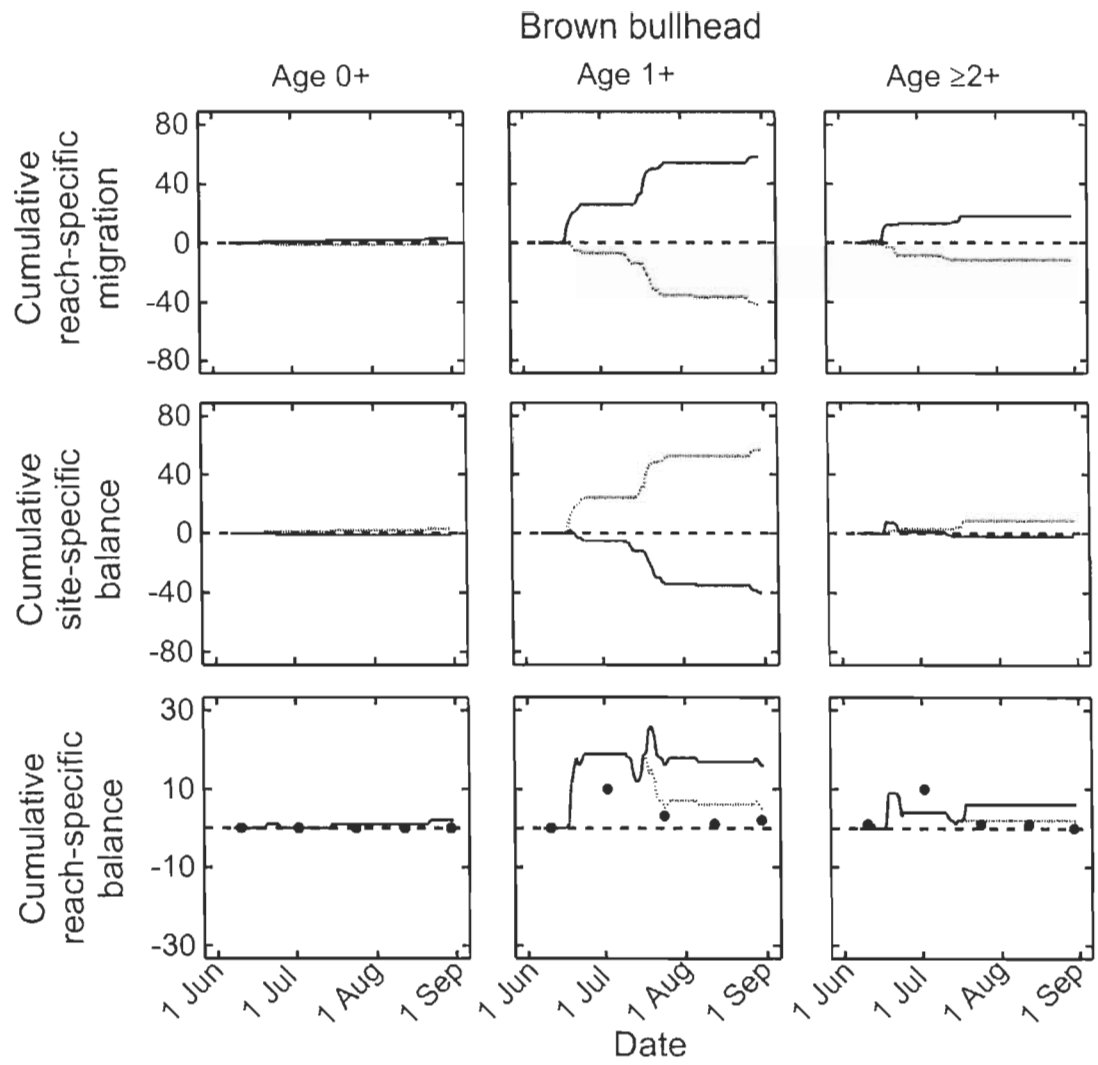


Figure 2.4. Cossette & Rodríguez

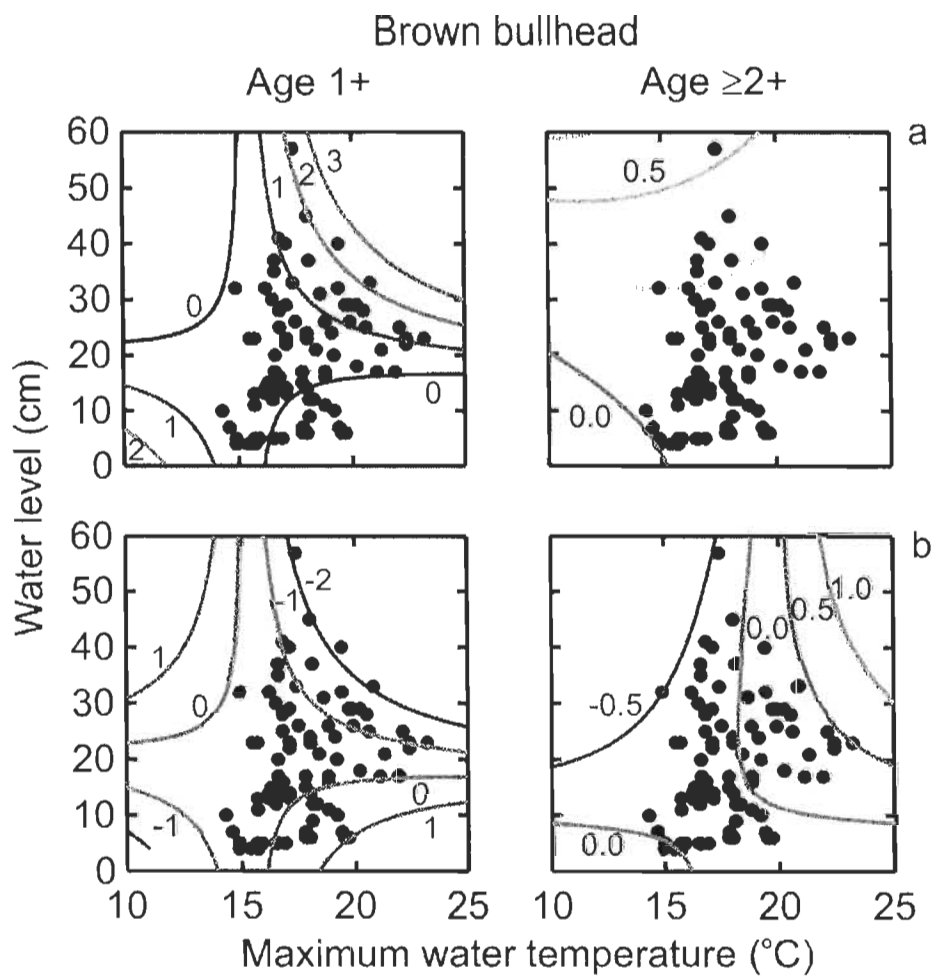


Figure 2.5. Cossette & Rodríguez

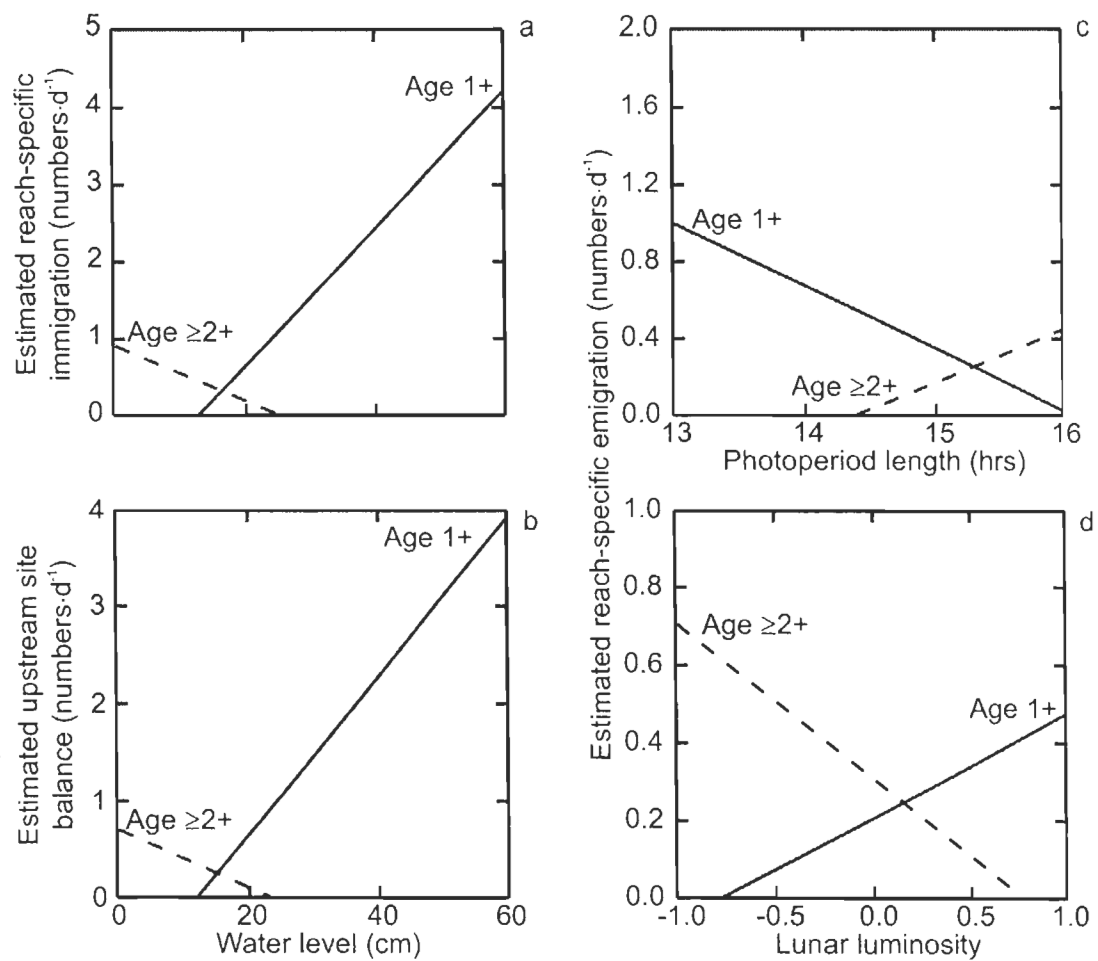


Figure 2.6. Cossette & Rodríguez

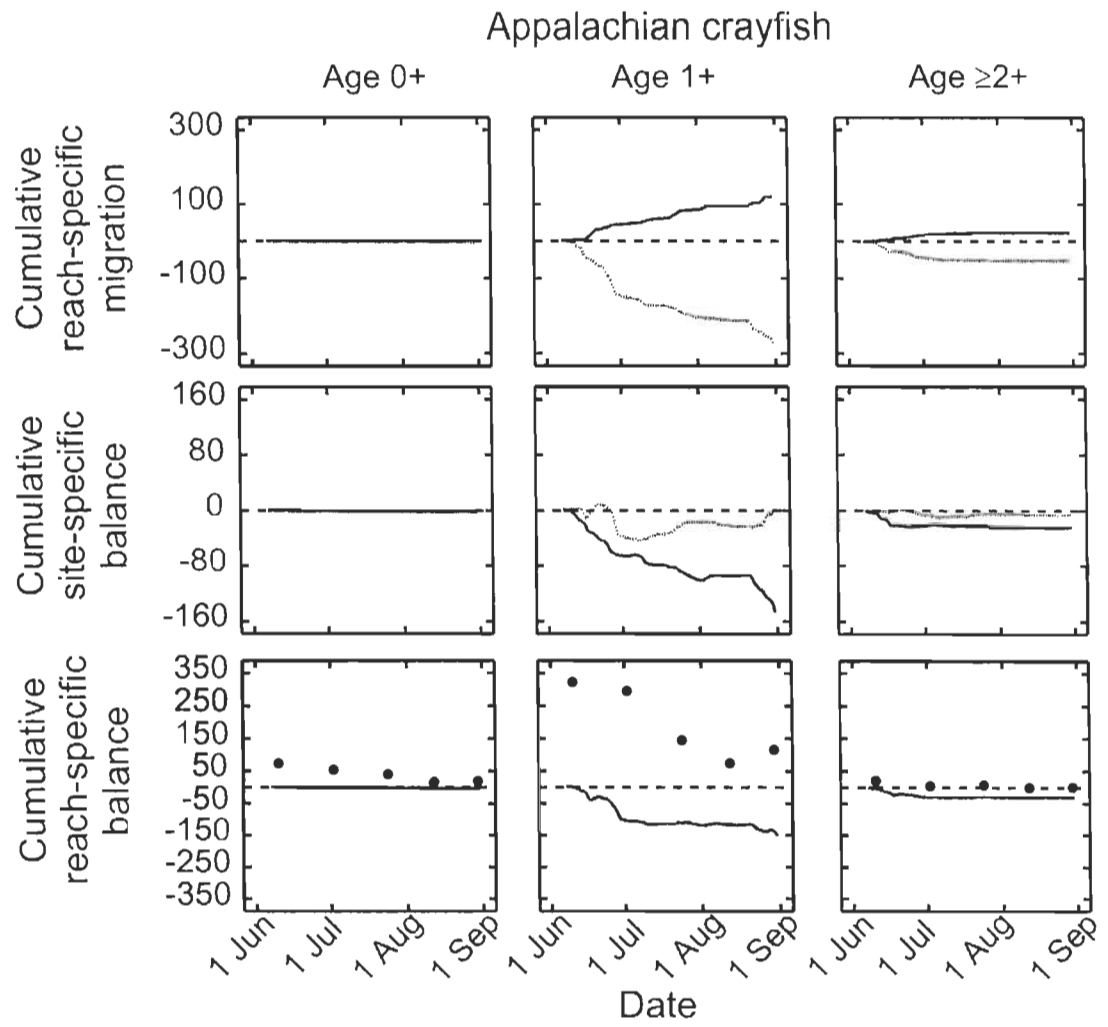


Figure 2.7. Cossette & Rodríguez

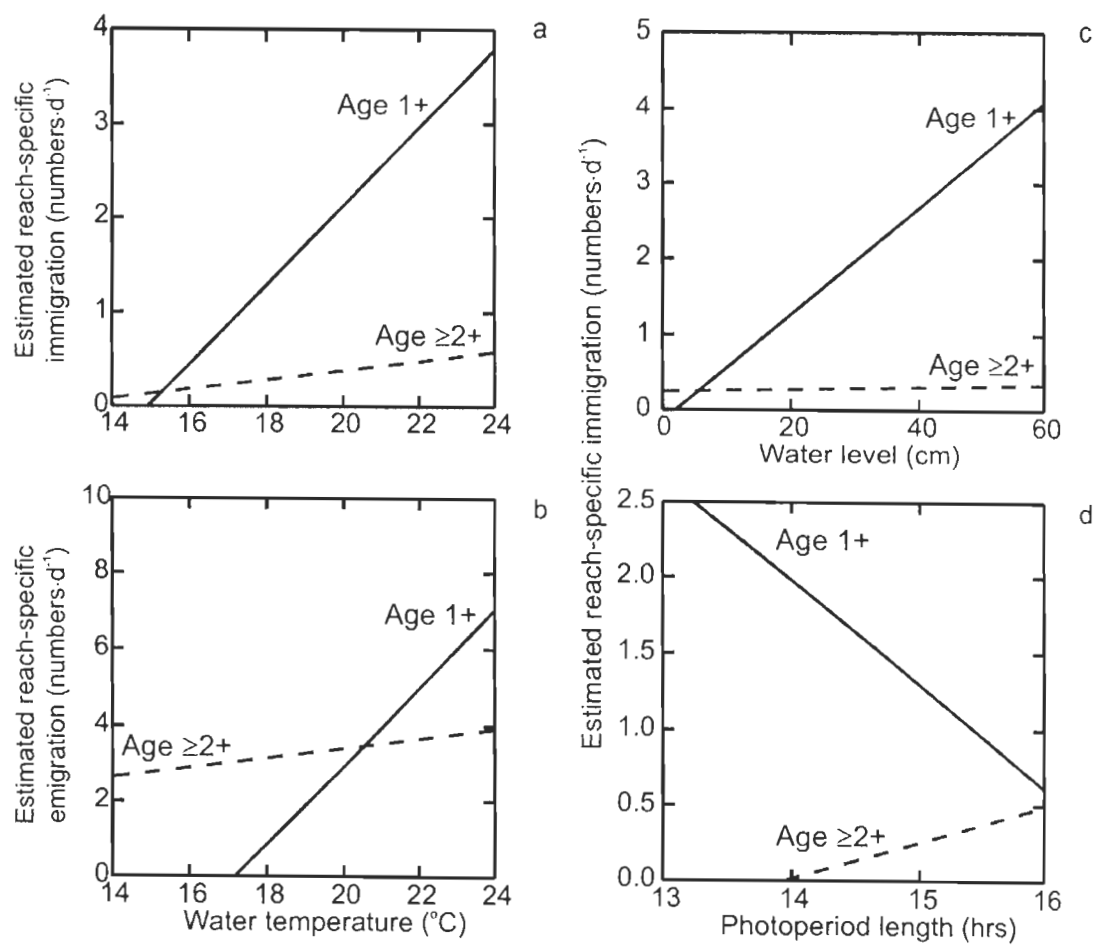


Figure 2.8. Cossette & Rodríguez